

С.А. БАЛАНДИН, Л.И. АБРАМОВА, Н.А. БЕРЕЗИНА

ОБЩАЯ БОТАНИКА с основами геоботаники



УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ ДЛЯ ВУЗОВ

С.А. БАЛАНДИН, Л.И. АБРАМОВА, Н.А. БЕРЕЗИНА

ОБЩАЯ БОТАНИКА с основами геоботаники

*Рекомендовано Министерством образования
и науки Российской Федерации в качестве
учебного пособия для студентов высших учебных
заведений, обучающихся по направлению
подготовки «Биология» и специальностям:
«Биология», «Антропология», «Зоология»,
«Физиология», «Генетика», «Биофизика»,
«Биохимия», «Микробиология»,
«Биоэкология»*



МОСКВА
ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»
2006

УДК 58
ББК 28.5
Б 20

Рецензенты: профессор Е.И. Курченко, доцент А.В. Чичёв

Федеральная целевая программа книгоиздания России

Баландин С.А., Абрамова Л.И., Березина Н.А.

Общая ботаника с основами геоботаники: Учебное пособие для вузов. 2-е изд., испр. и доп. — М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. — 293 с.: ил.
ISBN 5-94628-244-1

В книге рассматриваются основы анатомии, морфологии, систематики, географии, экологии растений, фитоценологии, а также главные особенности природного растительного покрова России и сопредельных стран (территории бывшего СССР).

Для студентов географических и геологических специальностей высших учебных заведений, а также почвоведов.

Ботанику изучают студенты различных специальностей в институтах и университетах. Этот предмет необходим специалистам, которые в той или иной мере имеют отношение к растениям (биологи, географы, почвоведы и т.д.). Данное учебное пособие рассчитано на студентов, для которых ботаника не является специальностью. Пособие включает основные сведения по всем дисциплинам ботанического цикла – общей ботанике (анатомия, морфология, систематика растений) и геоботанике (экология растений, фитоценология и фитогеография). Переиздание данного пособия обусловлено тем, что имеется сравнительно мало современной учебной литературы, где бы в кратком изложении рассматривались все основные дисциплины ботанического цикла.

Работа по подготовке пособия распределилась следующим образом: предисловие и введение написаны С.А. Баландиным; главы 1 (Клетка. Ткани), 2 (Органы растений) и часть главы 3 (Систематика растений) составлены Л.И. Абрамовой и Н.А. Березиной; материал по систематике покрытосеменных растений в главе 3 и главу 4 (География растений) написал С.А. Баландин; главу 5 (Основы экологии растений) переработали Л.И. Абрамова и С.А. Баландин; главы 6 (Основы фитоценологии) и 7 (Растительный покров России и сопредельных государств) – С.А. Баландин.

Авторы приносят глубокую благодарность рецензентам: профессору Е.И. Курченко и доценту А.В. Чичёву, которые внимательно просмотрели рукопись книги и сделали ценные замечания.

Коллектив авторов будет признателен за отзывы и пожелания по данной книге. Их можно направлять по адресу: 119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы, МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, кафедра геоботаники, или по электронной почте:

balandin@herba.msu.ru.

Значение растений в природе. Общеизвестно, что растения играют очень важную роль в природе, особенно зеленые автотрофные растения, которые составляют главный компонент биосферы. Они осуществляют в огромных масштабах важнейший для поддержания жизни на Земле процесс фотосинтеза. В ходе этого уникального процесса создаются органические вещества из минеральных и происходит выделение в атмосферу кислорода. За счет веществ, образующихся при фотосинтезе, существуют многочисленные и разнообразные живые организмы, включая человека. Без зеленых растений жизнь была бы невозможна.

Процесс фотосинтеза требует определенных затрат энергии. Необходимо также присутствие зеленого пигмента — хлорофилла (в действительности существует несколько его разновидностей). Хлорофилл представляет собой сложное органическое соединение, в состав которого входит химический элемент магний.

Фотосинтез — исключительно сложный многоступенчатый окислительно-восстановительный процесс. Он проходит в несколько этапов. Отдельные химические реакции следуют одна за другой в определенной последовательности. В самом общем, суммарном, виде химическое уравнение процесса фотосинтеза можно записать следующим образом:



Исходные вещества, необходимые для фотосинтеза, — углекислый газ и вода. Оба эти вещества имеются в природе в достаточном количестве. Источником энергии, нужной для фотосинтеза, служит в природе свет, поступающий от Солнца. Следовательно, в естественных условиях растения обеспечены исходными продуктами для фотосинтеза и необходимой для этого энергией.

Конечным продуктом фотосинтеза являются органические вещества (в уравнении, приведенном выше, — моносахарид глюкоза). Затем

из этих первичных относительно простых веществ растения синтезируют разнообразные более сложные органические соединения, вплоть до белков и нуклеиновых кислот.

В органических продуктах фотосинтеза как бы законсервирована солнечная энергия, которая была затрачена на их создание. Эту энергию мы широко используем в своих целях, когда, например, сжигаем древесину, чтобы получить тепло; при этом мы пользуемся солнечной энергией, которая в свое время была «запасена» растениями.

Создавать в процессе фотосинтеза органические вещества из минеральных способны в природе в широких масштабах только зеленые растения. В этом заключается их исключительная роль в жизни биосферы нашей планеты. Именно зеленые растения являются первичными продуцентами органического вещества. Они дают возможность существовать другим живым организмам, обеспечивая их питанием. Органические вещества растительного происхождения в самых разнообразных их формах находят своих потребителей как среди высших животных, так и среди более примитивных организмов, вплоть до грибов и бактерий. Все эти потребители являются гетеротрофными организмами. Они могут питаться только за счет готового органического вещества.

Таким образом, автотрофные зеленые растения создают органические вещества, а гетеротрофные организмы их разрушают, доводя в конечном счете до исходных минеральных продуктов. Эти два противоположных процесса — созидание и разрушение — лежат в основе круговорота органического вещества в природе. Если бы какой-нибудь из этих двух процессов отсутствовал, жизнь на Земле была бы невозможна.

В результате фотосинтеза зеленых растений атмосфера Земли пополняется кислородом. Этот процесс происходит в очень больших масштабах. Особенно много кислорода выделяют леса.

Таким образом, роль зеленых растений в природе сводится в первую очередь к созданию первичных органических веществ и обогащению атмосферы кислородом.

Однако не менее важно и то, что зеленые растения поглощают из атмосферы углекислый газ. Содержание CO_2 в атмосфере Земли непрерывно увеличивается в результате промышленных выбросов. Единственным противовесом этому являются зеленые растения, растительный покров. Роль зеленых растений как поглотителей углекислого газа в планетарном масштабе в наши дни не менее важна, чем обогащение атмосферы кислородом.

Зеленые растения имеют очень существенное значение в жизни животного мира. Растения не только обеспечивают разнообразных животных пищей и кислородом. Они создают им необходимую среду

обитания, служат местом укрытия, поставляют строительный материал для жилищ и т.п.

Велика роль зеленых растений в природе и в процессе почвообразования. Именно под влиянием растений исходная почвообразующая порода с течением времени превращается в почву со всеми ее характерными особенностями (генетические горизонты, определенная структура и т.д.). Растения являются одним из важнейших факторов почвообразования.

Растительный покров — главный компонент биосферы. Растения по своей биомассе во много раз превосходят всех представителей животного мира вместе взятых. Именно в растениях сосредоточены основные запасы энергетических и пищевых ресурсов биосферы.

Растения содержат большое количество минеральных питательных веществ, которые находятся в связанной форме, в виде разнообразных органических соединений. При разложении растительных остатков питательные вещества поступают в почву в виде минеральных солей, а затем вновь поглощаются растениями. Благодаря этому круговороту веществ элементы питания остаются в пределах биосферы.

Растительный покров играет большую роль и в круговороте воды в природе. Зеленый покров растений благоприятно влияет на водный баланс территории, способствует увлажнению атмосферы (в результате транспирации растений и испарения влаги с их надземных частей).

Нельзя не упомянуть и о важной роли растительного покрова в предотвращении смывания почвы. На территории, где есть растения, смыва почвы практически не наблюдается, корни растений хорошо закрепляют почвенный слой. Особенно велика роль растительного покрова в закреплении горных склонов, защите их от размыва.

Растительный покров препятствует также развеиванию ветром песков. Это особенно важно в песчаных пустынях. Здесь разрушение растительного покрова вследствие слишком интенсивного выпаса скота приводит к пагубным последствиям. Песок приходит в движение, становится опаснейшей стихийной силой. Образуются песчаные барханы, которые начинают передвигаться под действием ветра.

Все сказанное выше дает представление о том, насколько велика роль растительного покрова как одного из компонентов биосферы. По своему значению растительный покров занимает исключительное место среди других элементов природного комплекса.

Сохранение и разумное использование естественного растительного покрова необходимо для выживания человечества, для поддержания нормальных условий жизни человека. Сохранить естественный растительный покров важно еще и для того, чтобы не исчезли какие-либо виды растений, не обеднел генофонд растительного мира. Сохра-

няя растительный покров, мы сможем уберечь от полного уничтожения многие редкие растения, занесенные в государственную и региональные «Красные книги».

Значение растений в жизни современного человека. Трудно себе представить нашу жизнь без растений. Растения прежде всего снабжают нас пищей. Подавляющую массу пищевых продуктов растительного происхождения мы получаем от культурных растений, специально выращиваемых человеком. Именно эти растения дают нам хлеб и картофель, сахар и растительное масло, овощи и фрукты. Лишь небольшую часть нашей пищи составляют растительные дары природы (орехи, плоды, ягоды).

Исключительно важное значение в жизни современного человека имеет древесина — уникальный по своим свойствам материал растительного происхождения. Потребности в древесине огромны. Она используется в больших количествах на строительстве зданий различного назначения (в том числе жилых домов в сельской местности), на топливо, на выработку бумаги, целлюлозы и т.д. Значительная часть древесины идет на химическую переработку, в результате которой получают много ценных веществ (скипидар, ацетон, канифоль и т.д.). Из древесины делают мебель, паркет, бочки, ящики, детали музыкальных инструментов и т.д.

Растения дают нам также корм для сельскохозяйственных животных (сено, корнеплоды и др.), волокна для тканей (хлопчатник, лен), дубильные вещества, необходимые при выделке кожи, всевозможные лекарства и многое другое.

Большую роль в жизни современного человека играет естественный растительный покров, прежде всего леса и луга. Луга — это пастбища для домашнего скота и сенокосные угодья. Леса — место заготовки древесины, сбора грибов, ягод, орехов, плодов, лекарственных растений, место охоты и заготовки пушнины и т.д. Зеленый покров растений, особенно лес, очень благотворно влияет на здоровье и самочувствие человека, повышает его работоспособность.

Все сказанное выше дает представление о том, какое большое значение имеют растения и растительный покров как в природе, так и в жизни человека. Роль растений исключительно велика и чрезвычайно разнообразна.

Основные направления изучения растений. Современная ботаника представляет собой совокупность различных дисциплин, объектом изучения которых является растительный мир (отдельные растения, их сообщества, растительный покров в целом).

Ниже перечислены основные разделы ботаники, которые рассматриваются в этом учебнике, и дана их краткая характеристика.

Цитология изучает строение растительных клеток. В ее задачу входит исследование клетки в целом и ее отдельных составных частей (оболочки, цитоплазмы, ядра и др.).

Анатомия растений изучает внутреннее клеточное строение растений, которое неразрывно связано с функциями отдельных тканей и органов.

Предметом *морфологии растений* является изучение внешних особенностей строения растений и их отдельных органов (листа, стебля, цветка и т.д.). Морфология классифицирует растения и их органы по особенностям внешнего строения, выделяет определенные типы строения.

В задачу *систематики* входит классификация растительных организмов. Она приводит в систему огромное разнообразие растительного мира, выделяет определенные единицы классификации — таксоны разного ранга (вид, род, семейство и т.д.). Эти таксоны находятся в строгом соподчинении друг с другом.

География растений изучает распространение растений по земной поверхности, общие особенности и закономерности их распространения. В ее задачу входят также исследование флоры (видового состава растений) отдельных территорий и флористическое районирование (выделение территорий, различающихся в отношении флоры).

Экология растений изучает взаимоотношения растительных организмов и окружающей среды, потребности отдельных видов растений в тепле, свете, воде и отношении к другим жизненно важным факторам.

Предметом изучения *фитоценологии* служат растительные сообщества (фитоценозы). В задачу фитоценологии входит исследование состава и строения фитоценозов, их связи с условиями местообитания, изменений во времени и т.д.

Ботаническая география рассматривает растительный покров различных более или менее обширных территорий, выделяя растительные зоны (на равнинах) и высотные поясы (в горах). В ее задачу входит выявление закономерностей географического распространения отдельных типов растительности (тундра, лес, степь, пустыня и т.д.).

Перечисленные дисциплины ботанического цикла часто объединяют в две группы. Совокупность цитологии, анатомии, морфологии и систематики растений обычно называют *общей ботаникой*. Другая же группа ботанических дисциплин (география растений, экология растений, фитоценология, ботаническая география) составляет геоботанику.

ОБЩАЯ БОТАНИКА

Глава 1

КЛЕТКА. ТКАНИ

РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА

В современном органическом мире существуют две обособленные группы организмов, характеризующиеся глубокими различиями в строении клеток, — прокариоты и эукариоты.

Прокариоты (доядерные организмы) отличаются от других живых существ отсутствием оформленного ядра в клетке; дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) существует в ней свободно, не организована в хромосомы и погружена в так называемую нуклеоплазму, которая не отделена ядерной мембраной от цитоплазмы. В такой клетке нет митохондрий и других мембранных структур. Прокариотическая клетка, способная к фотосинтезу, не имеет хлоропластов: ламеллы, в которых сосредоточены пигменты, располагаются хаотично, ориентированно или в виде гранул. Строение и жизнедеятельность прокариот свидетельствует об их примитивности. Прокариоты — древнейшие организмы на нашей планете, возникшие более 3,5 млрд лет тому назад.

Современные прокариоты представлены организмами, резко отличающимися от остальных. К ним относится обширная группа бактерий, а также синезеленые водоросли (цианобактерии) и актиномицеты (актинобактерии) (см. гл. 3).

Все остальные одноклеточные и многоклеточные растительные и животные организмы имеют много общего в строении клетки и составляют группу эукариот.

Эукариоты (ядерные организмы) имеют в клетке настоящее ядро, отделенное двойной мембраной (ядерной оболочкой) от цитоплазмы, а также митохондрии и другие органеллы. Эукариотические клетки обычно крупнее прокариотических и очень разнообразны по строению и функциям. Вместе с тем эукариотические клетки, как расти-

тельные, так и животные, принципиально сходны по строению и функционированию. Все современные многоклеточные организмы развились путем эволюции от одноклеточных общих предков. Все клетки одного организма, как бы ни были они разнообразны по форме и функции, являются потомками одной клетки-родоначальницы. Поэтому процессы, обеспечивающие жизнеспособность каждой клетки, протекают сходно.

Под оболочкой, или клеточной стенкой эукариотической клетки, находится цитоплазма, имеющая тонкую и сложную структуру. Наружный ее слой — *плазмалемма* — представляет собой липопротеиновую мембрану. В цитоплазме находятся большое число оформленных структур, построенных из специфических по строению липопротеиновых мембран (клеточные органеллы). Качественное разнообразие липидов и белков огромно, отсюда и разнообразие мембран и их свойств в пределах одной клетки.

Помимо органелл цитоплазма включает в себя цитоплазматический *матрикс*, или *основное вещество*, имеющее консистенцию геля. Этот гель построен из тонких белковых тяжей диаметром 3–6 мкм, пространство между которыми насыщено водосодержащей фазой.

Плазмалемма регулирует поступление веществ в клетку и их активное избирательное проникновение внутрь клетки и из нее. Движение веществ осуществляется путем диффузии, передвижения ферментов, возникновения и перемещения биотоков. Кроме того, плазмалемма выполняет функцию связи между клетками в тканях многоклеточного организма за счет образования тяжей — *плазмодесм*. Остальная часть цитоплазмы называется *гиалоплазмой*. Важнейшие органеллы цитоплазмы, свойственные всем эукариотическим клеткам, — это митохондрии, эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум), аппарат Гольджи, рибосомы и лизосомы (рис. 1).

Плазмалемма продолжается в мембраны *эндоплазматического ретикулума*, представляющего собой разветвленную сеть каналов и полостей. Форма и протяженность эндоплазматического ретикулума зависят от типа клетки, ее метаболической активности и стадии дифференцировки. На наружной поверхности гранулярных (шероховатых) мембран эндоплазматической сети располагаются многочисленные *рибосомы* — шаровидные мелкие органеллы (около 2 мкм в диаметре), состоящие в основном из рибонуклеиновой кислоты (РНК) и белка и выполняющие функцию синтеза белковых молекул из аминокислот.

Митохондрии (рис. 1) называют «силовыми станциями» клетки. В этих органеллах осуществляется дыхание клетки, а также обеспечиваются другие функции. Они представляют собой мелкие тельца округлой или продолговатой формы размером 0,5–1,5 мкм. Число их в клет-

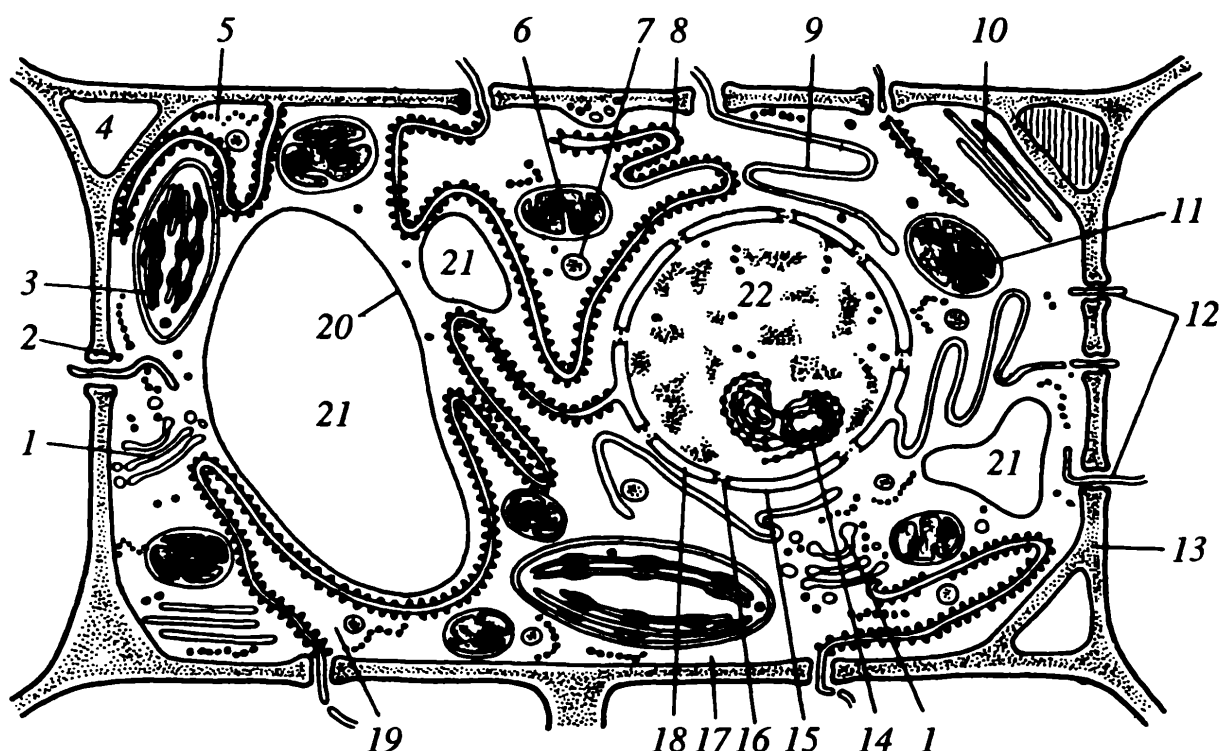


Рис. 1. Обобщенная схема строения растительной клетки («Жизнь растений», 1974)

1 — аппарат Гольджи; 2 — свободно расположенные рибосомы; 3 — хлоропласты; 4 — межклеточные пространства; 5 — полирибосомы (несколько связанных между собой рибосом); 6 — митохондрии; 7 — лизосомы; 8 — гранулированная эндоплазматическая сеть; 9 — гладкая эндоплазматическая сеть; 10 — микротрубочки; 11 — пластиды; 12 — плазмодесмы, проходящие сквозь оболочку; 13 — клеточная оболочка; 14 — ядрышко; 15, 18 — ядерная оболочка; 16 — поры в ядерной оболочке; 17 — плазмалемма; 19 — гиалоплазма; 20 — тонопласт; 21 — вакуоли; 22 — ядро

ке обычно велико (сотни и тысячи). Митохондрии наряду с другими органолами осуществляют цепь последовательных реакций окисления глюкозы, что называется процессом *внутриклеточного дыхания*. В процессе внутриклеточного дыхания, при расщеплении и окислении органического вещества, выделяется энергия, которая связывается, переходя в энергию фосфатной химической связи аденозинтрифосфата (АТФ). В нужный момент и в соответствующей точке энергия используется при синтезе различных веществ и в различных физиологических процессах.

Аппарат (комплекс) Гольджи осуществляет накопление и транспорт белков, жиров, углеводов, участвует в образовании клеточных оболочек. Комплекс Гольджи состоит из нескольких элементов, так называемых *диктиосом*, каждая из которых — это система мембран, сложенных стопкой. Аппарат Гольджи соединен с каналами эндоплазматической сети. Синтезированные на мембранах эндоплазматической сети белки, полисахариды и жиры транспортируются к комплексу Гольджи, конденсируются внутри его структур и либо

выводятся, либо используются самой клеткой. Особенно развит аппарат Гольджи в выделительных (секреторных) клетках, в которых откладываются или из которых выводятся различные вещества.

Лизосомы участвуют в переваривании пищевых веществ. Это мелкие (около 0,5 мкм в диаметре) округлые пузырьки, покрытые однослойной (липопротеиновой) мембраной. Лизосомы содержат гидролитические ферменты (например, лизин), разрушающие белки, углеводы, нуклеиновые кислоты и липиды. Отмирающие в процессе жизнедеятельности части клетки также разрушаются с помощью ферментов лизосом.

Микротельца содержат окислительно-восстановительные ферменты и осуществляют превращение жиров в углеводы или принимают участие в фотодыхании растений. Микротельца представляют собой мелкие (0,2–1,5 мкм) сферические или эллипсоидальные органеллы, окруженные однослойной мембраной и имеющие гранулярное внутреннее строение.

Микротрубочки периодически возникают во всех эукариотических клетках, перераспределяются по цитоплазме, а затем разрушаются. Они активизируются при митотическом делении клетки, участвуя в образовании клеточной оболочки делящихся клеток. Микротрубочки представляют собой тонкие цилиндрические структуры диаметром около 24 нм, длина их варьирует. Состоят они из нитей белка, окружающих центральную полость.

Микрофиламенты играют важную роль в движении цитоплазмы. Они представляют собой длинные нити толщиной 5–7 нм, состоящие из сократительного белка.

Микрофиламенты и микротрубочки образуют в клетке гибкую сеть, называемую *цитоскелетом*.

Ядро имеется в каждой эукариотической клетке (иногда несколько ядер) и является ее важнейшей органеллой. Ядро содержит большую часть генетической информации клетки, а также контролирует жизнедеятельность клетки, влияя на синтез белков. Клетка, лишенная ядра, не способна существовать продолжительное время. Ядро лежит в цитоплазме и отделено от нее оболочкой, состоящей из двух мембран. Оболочка ядра пронизана порами. Поры и связь окооядерного пространства с эндоплазматической сетью обеспечивают тесный контакт ядра с цитоплазмой. Содержимое ядра состоит из ядерного сока (нуклеоплазмы), хромосом и ядрышка.

Ядерный сок — это смесь различных белков. В нем содержатся ферменты ядра, свободные нуклеотиды, аминокислоты, продукты жизнедеятельности ядрышка.

Ядрышко представляет собой белковые структуры, в которых осуществляются синтез рибонуклеиновых кислот (РНК) и сборка из РНК рибосомальных субъединиц.

Хромосомы возникают из хроматина перед делением ядра, содержат генный материал. Они построены из спирализованных молекул ДНК. Хромосомы обеспечивают хранение наследственной информации, ее удвоение и передачу дочерним клеткам в процессе клеточного деления. Материал хромосом присутствует в ядре в течение всей жизни клетки, но в виде четких структур хромосомы различимы в ядре только во время деления. Полный, двойной, набор хромосом в соматических (неполовых) клетках называют *диплоидным* ($2n$), а набор, получаемый от каждого из родителей через половые клетки, — *гаплоидным* (n). Клетки, имеющие более двух наборов хромосом, называются *полиплоидными*.

Важнейшее свойство клетки — способность к самовоспроизведению — связано с делением ядра. Наиболее распространенный способ размножения клеток — *митоз*, или кариокинез (см. далее).

Итак, эукариотические клетки, строение и функции их органелл, способы деления принципиально сходны. Описанные выше органеллы характерны для всех эукариот. Однако клетки растений имеют свои специфические черты. Для растительной клетки, в отличие от животной, характерно наличие пластид, твердой клеточной оболочки и вакуолей.

Пластиды различают по окраске и функциям. Существует три типа пластид: хлоропласты, лейкопласты и хромопласты. Обычно в клетке присутствуют пластиды одного типа.

Пластиды всех трех типов образуются из пропластид. Пропластиды — бесцветные тельца, отграниченные двухслойной мембраной, сходные по строению с митохондриями. По мере дифференциации они превращаются в пластиды разного типа.

Хлоропласты — пластиды зеленого цвета. В хлоропластах идет процесс фотосинтеза. Форма хлоропластов высших растений правильная, линзовидная, размер около 4–6 мкм по диаметру (рис. 2), в клетке может находиться 40–50 хлоропластов. У водорослей хлоропласты могут быть разнообразной формы и размеров и называются *хроматофоры*.

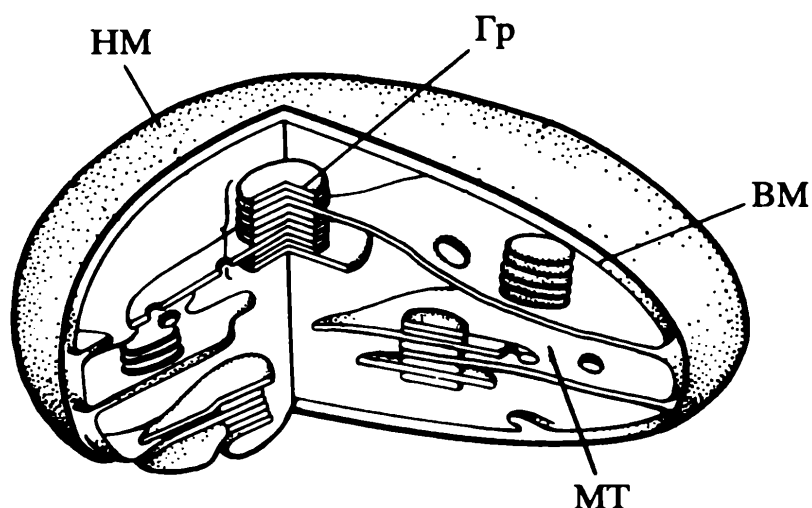


Рис. 2. Схема строения хлоропласта

ВМ — внутренняя мембрана оболочки хлоропласта; Гр — граны; НМ — наружная мембрана оболочки хлоропласта; МТ — межгранный тилакоид

Хлоропласты состоят из двумембранной оболочки – внутренней и внешней. Внутренняя мембранная поверхность хлоропластов очень сильно развита и представляет собой строго упорядоченную систему внутренних мембран, в которых содержится хлорофилл. Хлорофилл в хлоропластах высших растений бывает двух модификаций: хлорофилл *a* и хлорофилл *b*. У водорослей модификаций хлорофилла больше. Кроме хлорофилла в хлоропластах содержится группа желтых и оранжевых пигментов – *каротиноидов* (каротины, ксантофиллы).

Внутренние мембраны, погруженные в *строму* (белковую основу) хлоропласта, представляют собой плоские мешочки (*ламеллы*), которые располагаются стопками (*граны*) и соединены друг с другом.

Поглощенная пигментами хлоропластов энергия света направляется на световые реакции фотосинтеза. По сравнению с другими оргanelлами клетки хлоропласты обладают относительной автономностью, они могут самостоятельно строить собственные структуры и имеют запасные вещества в виде крахмальных, белковых или липидных включений. Хлоропласты находятся в клетках надземных органов растений, куда проникает свет, особенно много их в листьях, молодых стеблях и незрелых плодах.

Лейкопласты – мелкие бесцветные пластиды. Обычно они образуются в клетках органов, скрытых от солнечного света: в корнях, корневищах, клубнях, семенах. На свету лейкопласты могут превращаться в хлоропласты. Строение лейкопластов напоминает строение пропластид и в общих чертах сходно со строением хлоропластов. Функции лейкопластов – синтез и накопление запасных питательных веществ (обычно крахмала). Крахмал в лейкопластах образуется из поставляемых в них сахаров. Этот крахмал в отличие от ассимиляционного крахмала хлоропластов называется вторичным; откладывается он в виде зерен различного размера и формы.

Жиры в форме *липидных капель* накапливаются непосредственно в гиалоплазме, в клетках семян или осенью в древесинной паренхиме ряда многолетних растений.

Хромопласты встречаются в клетках лепестков цветков, плодов и корнеплодов. Цвет этих органов (ярко-желтый, оранжевый или красный) обусловлен разными пигментами, в том числе относящимися и к группе каротиноидов.

Внутри хромопласта пигменты располагаются непосредственно в строме. Форма хромопластов может быть очень разнообразной. В созревающих плодах переход от зеленой окраски (обусловленной хлоропластами) к желтой или красной (обусловленной хромопластами) отражает процесс преобразования хлоропластов в хромопласты. Могут быть и обратные переходы.

В типичной растительной клетке содержится *вакуоль*. Вакуоль представляет собой полость клетки, ограниченную мембраной и заполненную жидким содержимым — клеточным соком. *Клеточный сок* — это водный раствор разнообразных веществ (сахаров, аминокислот, пигментов и т.д.). В молодой клетке есть несколько мелких вакуолей. В зрелой клетке вакуоль одна и очень крупная (занимает до 90% объема клетки). В этом случае цитоплазма представляет собой тонкий слой, прилегающий к клеточной оболочке. От цитоплазмы клеточный сок изолирован полупроницаемой вакуолярной мембраной — *тонопластом*. Функция вакуолей — накопление веществ, являющихся запасными продуктами, накопление отбросов и поддержание *тургора* клетки (упругого напряженного ее состояния). В клеточном соке часто откладываются кристаллы щавелевокислого кальция в форме рафид (игольчатые кристаллы), друз (многогранный конгломерат кристаллов), единичных кристаллов или в виде кристаллического песка. В вакуоли могут содержаться пигменты (антоцианы) и фенольные соединения (например, танины). Пигменты из группы антоцианов определяют красную, фиолетовую, синюю и голубую окраску некоторых органов растений (цветков, плодов, иногда стеблей и листьев).

Снаружи растительная клетка покрыта прочной *клеточной оболочкой*. Наличие оболочки — характерная и существенная черта растительной клетки. Оболочка играет важную роль в питании клеток. Клетки с твердой оболочкой могут поглощать необходимые для жизни вещества только в растворенном состоянии путем всасывания. Оболочка ограничивает размер протопласта, придает клетке определенную форму, прочность, защищает плазмалемму, плотно прилегающую к оболочке изнутри. Клеточные оболочки играют существенную роль в поглощении, транспорте и выделении веществ. Оболочка может выполнять некоторые функции (механическую или передвижения растений) и после отмирания внутреннего содержимого клетки.

Оболочка образуется из веществ, вырабатывающихся в цитоплазме. В первую очередь она образуется крупномолекулярными полисахаридами (пектином, гемицеллюлозой) и в небольшом количестве — целлюлозой. Из этих веществ образуется эластичная *первичная оболочка*, способная к растяжению и росту. У многих клеток под первичной может образовываться *вторичная оболочка* из целлюлозы — полисахарида, молекулы которого образуют тончайшие нити — *микрофибриллы*. У разных клеток микрофибриллы целлюлозы располагаются по-разному: продольно, кольцеобразно, наискось (рис. 3). В зависимости от направления микрофибрилл клетки могут растягиваться или в ширину, или только в длину.

Микрофибриллы переплетаются и образуют тонкие нити, которые в свою очередь тоже скручиваются, перевиваются наподобие каната,

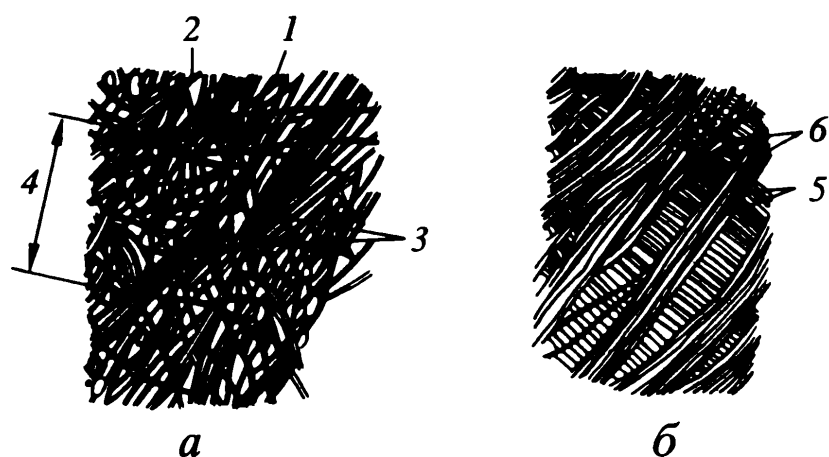


Рис. 3. Ультраструктура первичной (а) и вторичной (б) клеточной оболочки (вид с поверхности)

1 – матрикс; 2 – фибриллы целлюлозы; 3 – плазмодесменные каналцы; 4 – первичное поровое поле; 5 – слои фибрилл целлюлозы, расположенные упорядоченными рядами; 6 – матрикс, в который погружены фибриллы

образуя прочные макрофибриллы толщиной 0,5–4 мкм. Микро- и макрофибриллы образуют целлюлозный каркас клеточной оболочки, погруженный в аморфный матрикс (основное вещество) оболочки, состоящий из гемицеллюлозы и пектинового вещества, легко набухающих в воде. Клетки со вторичной оболочкой очень прочны и образуют механические, опорные и водопроводящие ткани растений. После образования вторичной оболочки протопласты клеток отмирают. Оболочки двух соседних клеток соединены слоем межклеточного пектинового вещества. Этот слой, общий для двух соседних клеток, получил название *срединной пластинки*. Это тот первый слой, который образуется при завершении деления клеток. Затем образуются следующие слои, составляющие клеточные оболочки.

В оболочке есть отверстия, через которые из клетки в клетку проходят тонкие тяжи цитоплазмы – *плазмодесмы*. Они соединяют клетки и ткани организма в одно целое. Плазмодесмы присущи только растительным клеткам. Их число очень велико, от нескольких сотен до десятков тысяч на одну клетку.

При формировании вторичной клеточной оболочки в ней возникают поры – неутолщенные места с первичной клеточной стенкой. Сами поры могут содержать мельчайшие отверстия – поровые каналы, через которые проходят плазмодесмы. Поры облегчают передвижение воды и питательных веществ из клетки в клетку, не уменьшая прочности оболочки.

С возрастом клеточные оболочки некоторых клеток пропитываются особым веществом – *лигнином*. Этот процесс называется *одревеснением* клеточной оболочки. При одревеснении оболочек повышается их

твердость и прочность. В тех клетках, стенки которых пропитываются лигнином, протопласты обычно отмирают.

Для некоторых растений (например, хвощей) характерно отложение кремнезема в стенках клеток покровных тканей. Иногда оболочка пропитывается солями кальция. Оболочка клеток покровных тканей нередко покрывается *суберином* (опробковение), *кутином* (кутинизация) или *воском*. Кутин откладывается слоями наружу от полисахаридной оболочки, образуя пленку — кутикулу — на эпидермисе. *Суберин* откладывается внутрь от полисахаридной оболочки. Субериновые слои непроницаемы для воды и газов, поэтому содержимое клеток отмирает. Клетки с суберином формируют вторичную покровную ткань — *пробку*. Воск может входить в состав кутикулы или слоев суберина, но может откладываться и в чистом виде на поверхности надземных частей растения, образуя *восковой налет*. Восковой налет также выполняет функцию защиты растения от неблагоприятных внешних воздействий.

Клетки, имея принципиально сходное строение, очень разнообразны, особенно у высокоорганизованных растений в зависимости от специализации — усиления какой-либо одной из присущих клетке функций.

Размножение клеток. Митоз (кариокинез). Размножается клетка делением на две. Каждая из вновь образовавшихся клеток несет в своем ядре полный и одинаковый объем наследственного вещества, идентичного материнской клетке. Это универсальная форма деления ядра, сходная для животных и растительных клеток. Митоз продолжается 1–3 ч. В этом непрерывном процессе условно выделяют четыре фазы: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу* (рис. 4). В клетке до деления (интерфаза) хромосомы не видны как индивидуально оформленные образования.

В начале интерфазы каждая молекула ДНК в ядре образует около себя свою копию — вторую такую же молекулу, весь наследственный материал клетки удваивается.

В профазе увеличивается объем ядра, начинают выявляться хромосомы вследствие конденсации диффузного хромосомного материала. Сначала хромосомы имеют вид клубка, состоящего из тонких перепутанных нитей. Затем эти нити утолщаются и укорачиваются. Каждая хромосома состоит из двух равноценных частей — хроматид, соединенных узким участком, который называется центромерой. В ядре исчезает ядрышко, ядерная оболочка распадается на отдельные фрагменты. В результате нуклеоплазма смешивается с гиалоплазмой, в которой свободно располагаются хромосомы. Начинается формирование митотического (ахроматинового) веретена, обеспечивающего расхождение хромосом к полюсам клетки. Профаза — самая длительная фаза митоза, продолжающаяся 1–2 ч.

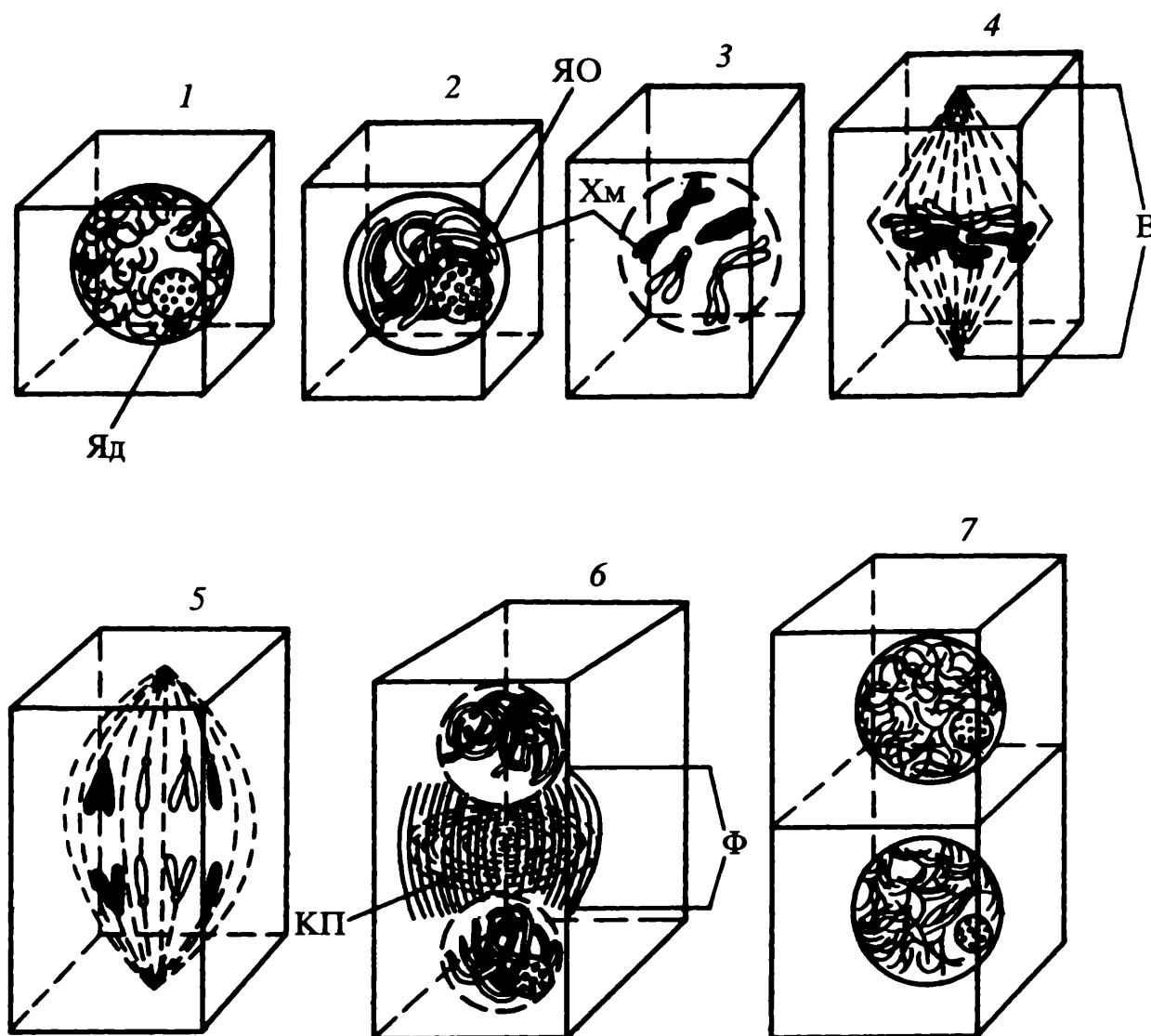


Рис. 4. Схема митоза и цитокинеза клетки (световой микроскоп)

1 — интерфаза; 2, 3 — профаза; 4 — метафаза; 5 — анафаза; 6 — телофаза и образование клеточной пластинки; 7 — завершение цитокинеза (переход к интерфазе). В — митотическое веретено; КП — формирующаяся клеточная пластинка; Ф — волокно фрагмопласта; Хм — хромосомы; Яд — ядрышко; ЯО — ядерная оболочка

В метафазе окончательно обособленные укороченные хромосомы начинают собираться к экватору клетки. К концу метафазы все хромосомы располагаются в экваториальной плоскости. Четко видно двойное строение хромосом, состоящих из сложенных по длине одинаковых хроматид. В этой фазе можно подсчитать число хромосом; оно для каждого вида постоянно. В метафазе заканчивается формирование митотического веретена, соединяющего полюса с центромерами хромосом. Вся метафаза проходит за 5–15 мин.

В анафазе хромосомы расщепляются вдоль, центромеры разъединяются, каждая хроматида становится самостоятельной дочерней хромосомой. Нити веретена укорачиваются и тянут хромосомы к полюсам клетки за центромеры. Начинается разрыхление (деспирализация) хромосом.

Телофаза наступает, когда дочерние хромосомы (состоящие из одной хроматиды каждая) собираются у полюсов клетки. Они набухают и удлиняются, их контуры становятся нечеткими. Появляются ядрышки, формируются ядерные оболочки вокруг каждой из двух групп идентичных хромосом. Аппарат веретена исчезает. Телофаза продолжается от 10 до 30 мин. Таким образом деление ядра заканчивается. После митоза происходит процесс деления цитоплазмы (цитокинез): в экваториальной плоскости клетки образуется перегородка. В клетках растений цитоплазматическая мембрана возникает в середине клетки и распространяется центробежно к периферии, разделяя клетку пополам. Две дочерние клетки идентичны друг другу, но вдвое меньше по размеру. Затем эти клетки растут, достигая размера материнской. После образования поперечной цитоплазматической мембраны у растительной клетки появляется целлюлозная стенка. Затем клетки могут снова готовиться к делению или начинают специализироваться.

У некоторых эукариотических организмов (например, водорослей) цитокинез осуществляется иным путем: происходит втягивание клеточной оболочки и образование борозды деления, которая постепенно углубляется, пока окончательно не разделит цитоплазму.

В клетках некоторых тканей при их развитии происходит незавершенный митоз: материал хромосом в ядрах удваивается, хромосомы делятся пополам, и на этом процесс завершается, все хромосомы остаются в исходном ядре (тетраплоидный, т.е. четверной, набор). Этот процесс может повторяться с одним и тем же ядром неоднократно. В таком случае в ядре возникает октоплоидный (восьмикратный) набор хромосом и т.д. Клетки, ядра которых несут в себе больше двух наборов хромосом, называются полиплоидными. Полиплоидия в ряде случаев повышает жизнеспособность клеток: полиплоидные организмы часто крупнее исходных и приобретают новые качества.

Помимо митоза у растений наблюдается также редукционное деление ядра — *мейоз*. Мейоз имеется у каждого организма с половым циклом развития. Благодаря мейозу в цикле развития растений создаются различные соотношения ядерных фаз (гаплоидная и диплоидная).

Для мейоза характерны уменьшение вдвое числа хромосом и два следующих друг за другом деления ядер. Таким образом, в результате мейоза из одной исходной диплоидной клетки получаются четыре гаплоидные.

В мейозе, как и в митозе, различают профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Однако в отличие от митоза при мейозе происходит перестройка хромосомного аппарата ядра: отцовская и материнская наследственность перераспределяется между дочерними клетками и смешивается.

Вопросы по теме «Клетка»:

1. Прокариоты и эукариоты, их особенности.
2. Строение растительной клетки и ее отличие от животной.
3. Важнейшие органеллы клетки и их функции.
4. Физико-химические особенности функции цитоплазмы и ядра.
5. Клеточный сок. Запасные вещества в клетке.
6. Пластиды, их строение и функции.
7. Строение ядра и его основные функции.
8. Размножение клеток. Митоз (кариокинез). Основные фазы митоза.
9. Оболочка растительной клетки, ее физико-химические свойства.
10. Структурные и химические преобразования оболочки.

ТКАНИ РАСТЕНИЙ

Группы клеток, сходные по происхождению, форме, строению и функциям, называются *тканями*.

По форме составляющих клеток различают ткани *паренхимные*, сложенные из изодиаметрических клеток, и *прозенхимные*, которые состоят из удлинённых клеток (рис. 5).

Ткани обычно классифицируют по основной выполняемой ими функции.

1. *Образовательные ткани (меристемы)* обеспечивают непрерывающийся рост растений. Клетки меристем длительное время сохраняют способность к делению, не превращаясь в постоянные ткани. Клетки образовательных тканей тонкостенные, заполнены густой цитоплазмой, мелкие, значительную часть объема клетки занимает ядро. У высших растений с первых стадий развития зародыша образуются *вершечные (апикальные)* меристемы на верхушке стебля и на кончике

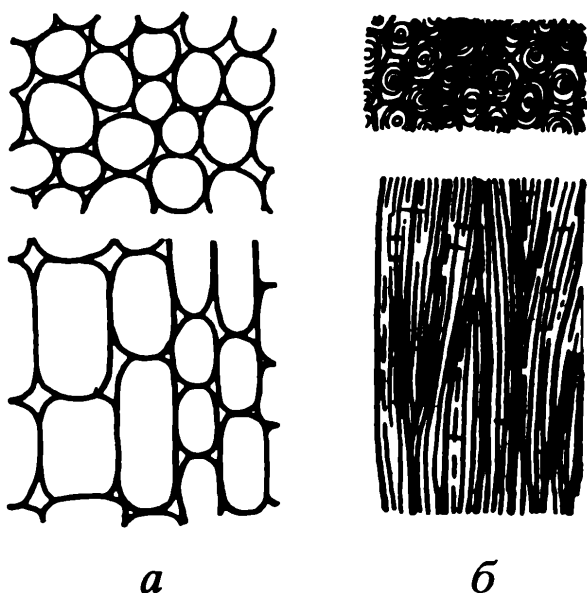


Рис. 5. Паренхимные (а) и прозенхимные (б) клетки на поперечном (вверху) и продольном (внизу) срезах

корешка. По мере роста и ветвления на каждом боковом побеге и каждом боковом корне образуются свои верхушечные меристемы. Они обеспечивают рост растения в длину. В стеблях и корнях могут возникать *боковые (латеральные) меристемы (перицикл, камбий)*. У двудольных растений деление клеток камбия обеспечивает рост стеблей и корней в толщину. Из постоянных паренхимных тканей иногда возникает *вторичная меристема — феллоген (пробковый камбий)*, формирующий покровную ткань — пробку.

У основания междоузлий стебля и у основания молодых растущих листьев расположена *вставочная (интеркалярная) меристема*. По окончании роста стеблевого участка или листа интеркалярная меристема перестает действовать, превращаясь в постоянные ткани.

При повреждении растений около пораненного места за счет клеток постоянных тканей возникает *раневая (травматическая) меристема*, образующая защитную пробку или другие ткани.

2. В *ассимиляционных* тканях происходит фотосинтез. Ассимиляционные ткани располагаются в основном в листе и в стебле под эпидермисом, состоят из паренхимных тонкостенных клеток, содержащих хлоропласты.

3. В *запасающих* тканях откладываются запасные вещества. Эти ткани состоят из живых паренхимных клеток. У многолетних растений запасающие ткани имеются в стеблях, корнях, корневищах, клубнях и луковицах. Запасными веществами могут быть углеводы, белок и жир.

4. *Аэренхима*, или *воздухоносная ткань*, — ткань с очень большими межклетниками, основная функция которой — вентиляция. Системы межклетников связаны с внешней средой через отверстия в покровных тканях (устьица, чечевички). По межклетникам кислород из листьев, где он накапливается в результате фотосинтеза, может проникать до кончиков корней, что очень важно для болотных, водных и других растений, обитающих в условиях затрудненного газообмена.

5. *Всасывающие* ткани в основном представлены *ризодермой (эпibleмой)*. Это наружная однослойная ткань на молодых корнях. Через ризодерму в корень всасываются вода и растворенные в ней минеральные вещества. Основную массу воды и солей растение воспринимает через тот участок ризодермы на кончике корня, где развиты многочисленные корневые волоски.

Есть и другие типы всасывающих тканей, возникающих в особых условиях существования растений (у паразитических, водных, плотоядных растений и др.).

6. *Покровные* ткани защищают высшие растения от высыхания, резких колебаний температуры, от избытка лучистой энергии, проникновения внутрь вредных химических веществ и паразитов, от механических повреждений.

Листья и молодые стебли растения покрыты слоем плотно сомкнутых клеток — *эпидермисом* (*кожицей*). Клетки эпидермиса живые, содержат ядро, густую цитоплазму и мелкие лейкопласты. По мере роста клеток в них образуются вакуоли, нередко с растворенным в клеточном соке пигментом антоцианом, обуславливающим лилово-красное окрашивание листьев и стеблей.

Клетки эпидермиса имеют приспособления, препятствующие потере воды растением, проникновению вредных веществ и инфекции: наружные стенки их сильно утолщены и покрыты тонкой защитной пленкой — *кутикулой* (*надкожицей*).

У некоторых растений поверх кутикулы имеется восковой налет. Иногда стенки эпидермальных клеток пропитаны кремнеземом (хвощи, осоки, злаки). Нередко эпидермальные клетки образуют выросты — волоски, густо покрывающие листья и стебли. Волоски очень разнообразны по величине и форме (нитевидные, ветвистые, звездчатые и др.). Если волоски заканчиваются вздутием и способны накапливать и выделять слизь, эфирные масла и другие вещества, они называются железистыми.

Поступление внутрь растения воздуха, выделение кислорода и паров воды осуществляется особыми образованиями, имеющимися в эпидермисе, — *устьицами*. Обычно устьица расположены на нижней стороне листа. Каждое устьице состоит из пары бобовидных *замыкающих клеток* и *устьичной щели*, представляющей собой межклетник (рис. 6). В замыкающих клетках устьиц, в отличие от остальных клеток эпидермиса, всегда содержатся хлоропласты и активно осуществляется фотосинтез. Устьичная щель может расширяться и сужаться за счет изменения осмотического давления внутри замыкающих клеток.

Через открытые устьица проходит интенсивная диффузия водяного пара (*транспирация*), кислорода и углекислого газа. При закрытых устьицах транспирация и газообмен резко сокращаются. У растений умеренного пояса количество устьиц колеблется в зависимости от вида растения и условий обитания от 100 до 700 на 1 мм² поверхности листа.

У многолетних наземных органов растений первичная покровная ткань (эпидермис) сменяется вторичной, более надежно защищающей растения — пробкой (перидермой) (рис. 7). *Перидерма* возникает в результате деятельности пробкового камбия (феллогена), закладывающегося под эпидермисом. Клетки феллогена при делении откладывают наружу слои клеток пробки, которая и выполняет защитные функции. Ряды клеток в пробке плотно примыкают друг к другу, межклетников в пробке нет. Внутрь феллоген откладывает слои клеток *феллодермы*, которая состоит из живых клеток и обеспечивает питание клеток феллогена. По мере утолщения стебля и образования перидермы эпидермис сбрасывается и стебель из зеленого становится бурым.

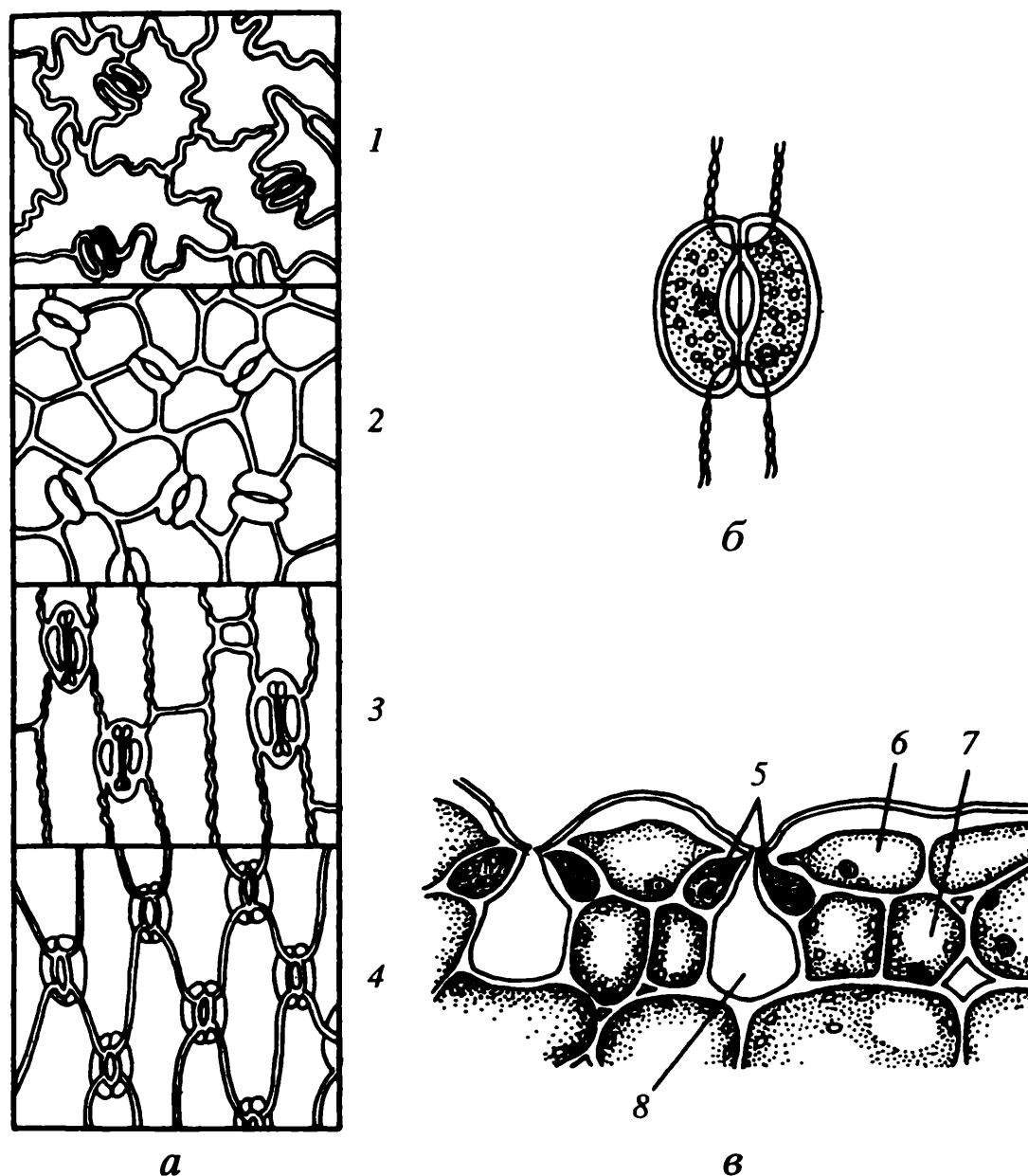


Рис. 6. Эпидермис с устьицами

а – эпидермис (вид с поверхности); *б* – вид устьица ириса с поверхности; *в* – поперечный срез устьица ириса. 1 – буквица; 2 – арбуз; 3 – кукуруза; 4 – ирис; 5 – замыкающие клетки; 6 – клетки эпидермиса; 7 – клетки основной ткани; 8 – воздушная полость

Стебли со сформировавшейся перидермой способны к перезимовыванию.

Для обеспечения газообмена внутренних тканей в пробке формируются так называемые *чечевички*. В чечевичках пробковые клетки и живые паренхимные клетки соединяются между собой рыхло. Газообмен осуществляется по межклетникам. Чечевички на молодых стеблях выглядят как небольшие бугорки.

У большинства древесных пород формируется третичная покровная ткань – *корка*. У яблони она возникает в 6–8 лет, у сосны – в 8–10, у дуба – в 25–30, у граба – в 50 лет. Корка образуется в результате

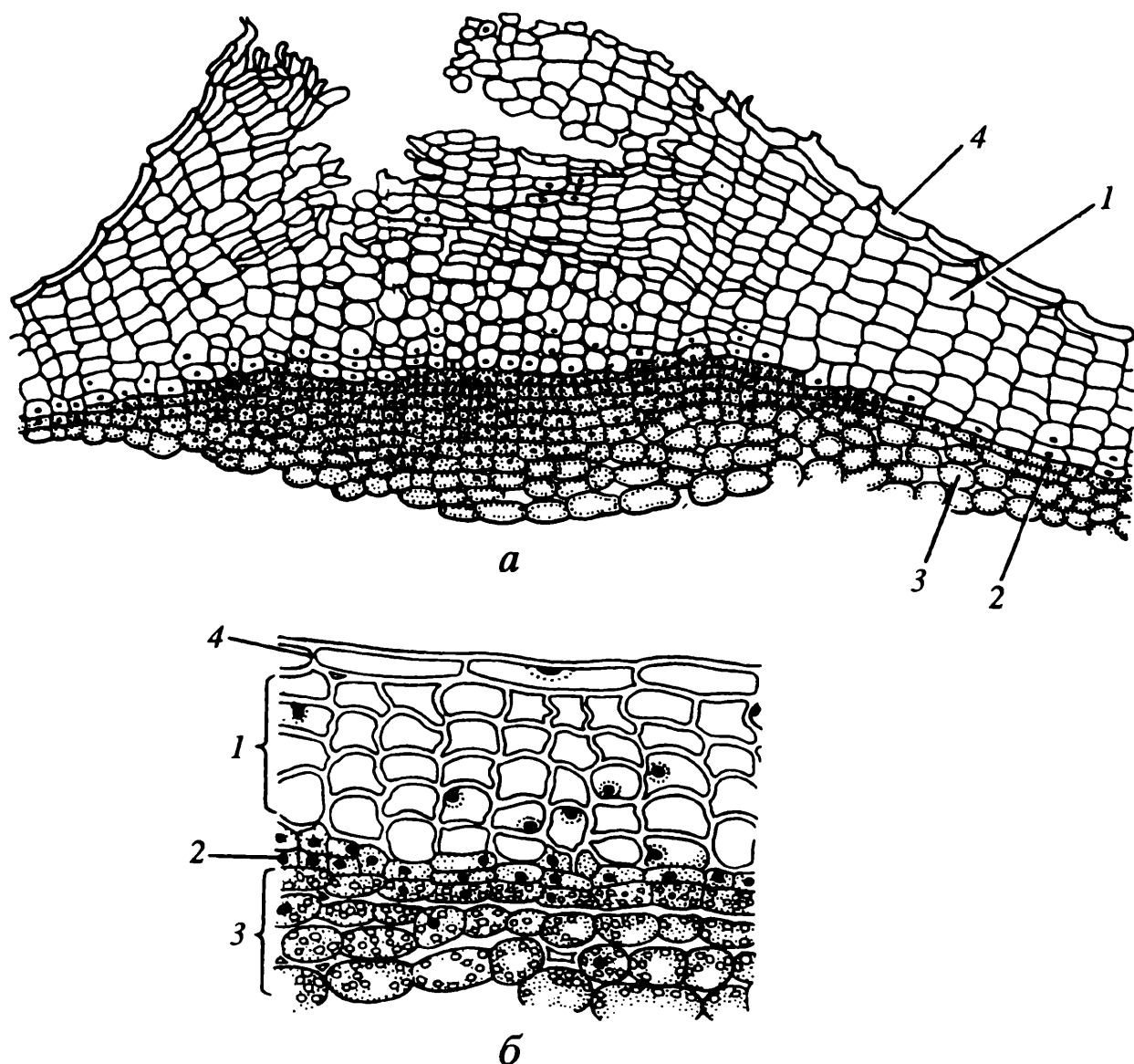


Рис. 7. Вторичная покровная ткань

a — чечевичка бузины; *б* — строение перидермы бузины. 1 — пробка; 2 — феллоген; 3 — феллодерма; 4 — остатки эпидермиса

многократного заложения новых слоев перидермы во все более глубоких слоях коры. По мере утолщения ствола и многократного заложения и деятельности феллогена периферийные мертвые ткани корки дают трещины и поверхность ствола деревьев становится неровной. Покрытые коркой стволы защищены от резких смен температуры, от низовых лесных пожаров, от повреждений животными.

7. *Выделительные* ткани накапливают или выделяют вещества, включающиеся из метаболизма. *Внутренние* выделительные ткани накапливают отбросы метаболизма внутри организма. Они состоят из отдельных разобщенных клеток среди клеток других тканей. Это так называемые *идиобласты*. В них накапливаются кристаллы щавелевокислого кальция, эфирные масла, дубильные вещества и др. В межклетниках могут образовываться вместилища выделений (например, у

цитрусовых) и выделительные ходы (смоляные ходы хвойных, зонтичных и др.). Живые клетки, накапливающие в вакуолях млечный сок, называются *млечниками*. Млечный сок содержит смолы, каучук, эфирные масла, белковые соединения, алкалоиды.

Наружные выделительные ткани также многообразны. *Железистые волоски*, образующие опушение некоторых растений, выделяют наружу эфирные масла, соли и другие вещества. *Гидатоды* — это группы клеток, связанные с проводящими тканями листа и заканчивающиеся водяными устьицами, они выделяют воду и растворенные в ней соли. К наружным выделительным тканям относятся нектарники, расположенные в цветках и выделяющие наружу сахаристую жидкость (нектар), которая привлекает насекомых-опылителей, а также *пищеварительные железы* насекомоядных растений (у росянки и др.), выделяющие ферменты и кислоты, необходимые для переваривания тканей пойманных насекомых.

8. *Механические (арматурные)* ткани выполняют опорную функцию. В молодых органах высших растений клеточные стенки и тургор обеспечивают достаточную прочность и определенную форму органа. Однако у наземных растений по мере их роста возникает необходимость в формировании специализированных механических тканей с утолщенными клеточными оболочками.

В зависимости от формы клеток и способа утолщения их стенок различают три типа механических тканей: колленхиму, склеренхиму (волокна) и склереиды (каменистые клетки).

Колленхима — механическая ткань из живых клеток, обычно паренхимных или слегка вытянутых (рис. 8). Она встречается в черешках и пластинках листьев, в растущих частях стеблей. В зависимости от особенностей утолщения клеток различают уголковую и пластинчатую колленхимы.

Наиболее распространена уголковая колленхима, которая характеризуется частичным утолщением стенок по углам соприкасающихся друг с другом клеток. В целом в ткани создается своеобразная прочная арматура. Клеточные стенки в такой ткани состоят из клетчатки. В пластинчатой колленхиме частичные утолщения оболочек располагаются параллельными рядами.

Склеренхима сильно отличается от колленхимы. Она обычно состоит из прозенхимных (вытянутых) клеток, которые называют волокнами. Оболочки в них равномерно утолщены, часто одревесневают. Содержимое клеток отмирает, и механическую функцию выполняют утолщенные оболочки клеток ткани (рис. 9).

Волокна, входящие в состав древесины, называют древесинными волокнами, или *либриформом*. Волокна, входящие в состав луба (флоэмы), называют *лубяными волокнами*. В текстильной промышленности

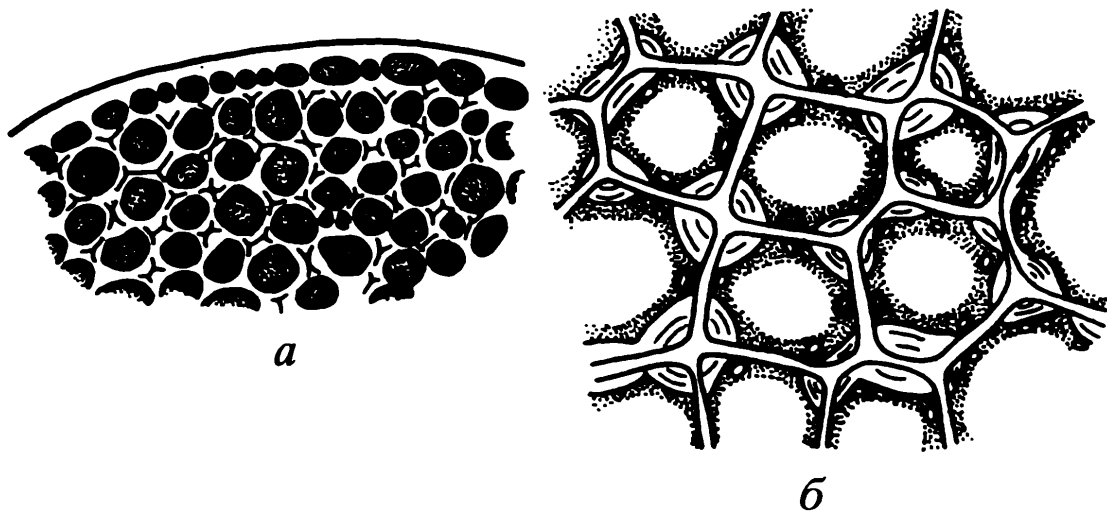


Рис. 8. Колленхима черешка свеклы

a — общий вид поперечного среза; *б* — клетки колленхимы

используют лубяные неодревесневающие волокна, состоящие из чистой клетчатки (лен).

Склереиды — это клетки с сильно утолщенными одревесневшими оболочками, не обладающие формой волокна. Из таких клеток состоят скорлупа ореха, косточки сливы и т.д. (рис. 9). Каменистые клетки в мякоти плода груши представляют собой паренхимные клетки с сильно утолщенными одревесневшими стенками.

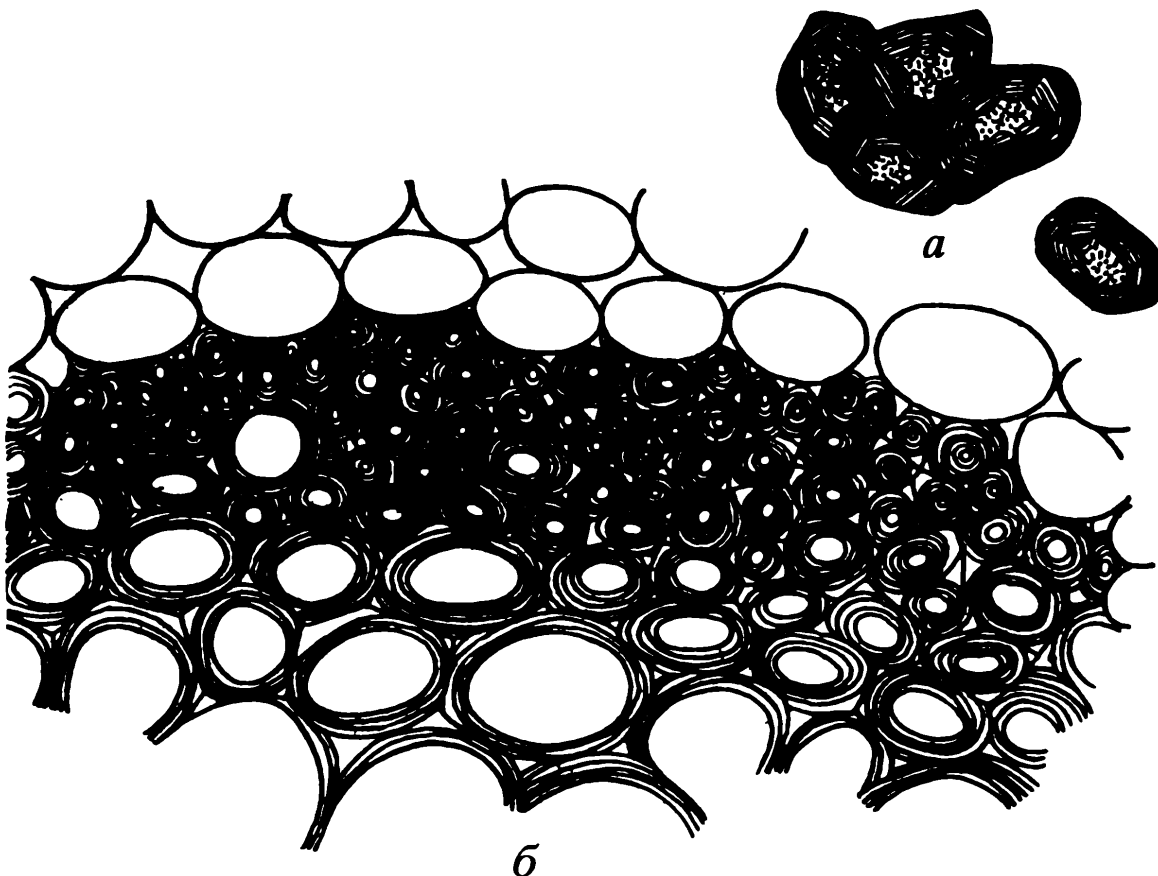


Рис. 9. Элемент механических тканей

a — склереиды, или каменистые клетки, в мякоти плода груши; *б* — склеренхима в стебле герани

Механические ткани создают прочный каркас тела растения, который заполняется упругой массой живых клеток. Механическая ткань в стебле располагается по периферии и увеличивает тем самым сопротивление изгибу, перелому. В корне механические элементы сосредоточены в основном в центре, что препятствует разрыву органа.

9. *Проводящие* ткани осуществляют функцию проведения воды и питательных веществ в теле растений. У растения есть два типа проводящих тканей: ксилема и флоэма. По *ксилеме* (древесине) идет восходящий ток: передвижение воды и растворенных в ней минеральных веществ из корня ко всем органам растений. Ксилема — сложная ткань, состоящая из собственно проводящих элементов (сосудов и трахеид), определяющих характер ткани, а также из клеток, выполняющих механическую и запасающую функции.

Трахеиды — мертвые, вытянутые, иногда заостренные на концах клетки с ненарушенными первичными стенками. Через эти стенки (в окаймленных порах) путем фильтрации вода из одной трахеиды проникает в другую. Первичная оболочка трахеиды утолщается и одревесневает, не утолщенными остаются лишь многочисленные поры. Трахеиды характерны для древесины папоротниковидных и голосеменных, где они несут и проводящую, и механическую функции (рис. 10).

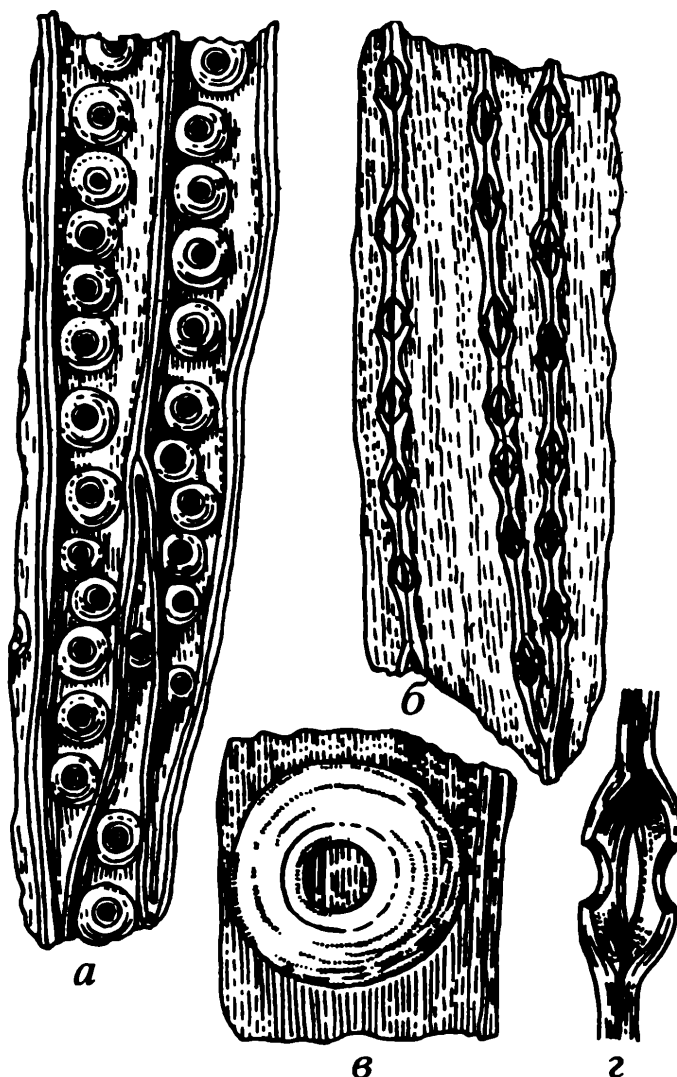


Рис. 10. Трахеиды и окаймленные поры сосны

а — радиальный разрез; *б* — тангентальный разрез; *в* — отдельная пора в радиальном разрезе; *г* — пора в тангентальном разрезе

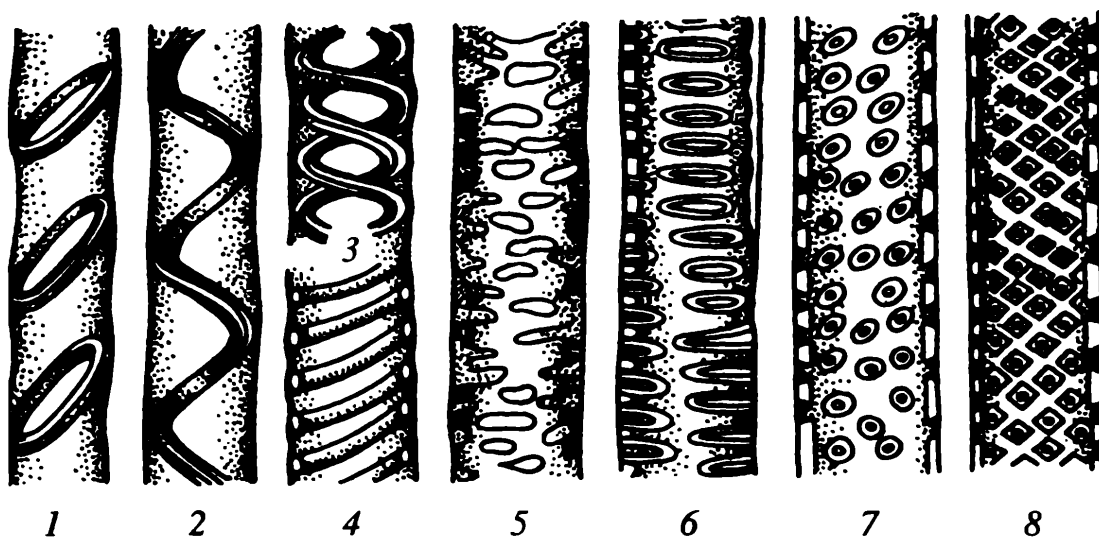


Рис. 11. Типы утолщения (1–5) и поровости (6–8) боковых стенок трахеальных элементов (сосудов)

1 – кольчатое; 2–4 – спиральное; 5 – сетчатое; 6 – лестничная; 7 – супротивная; 8 – очередная

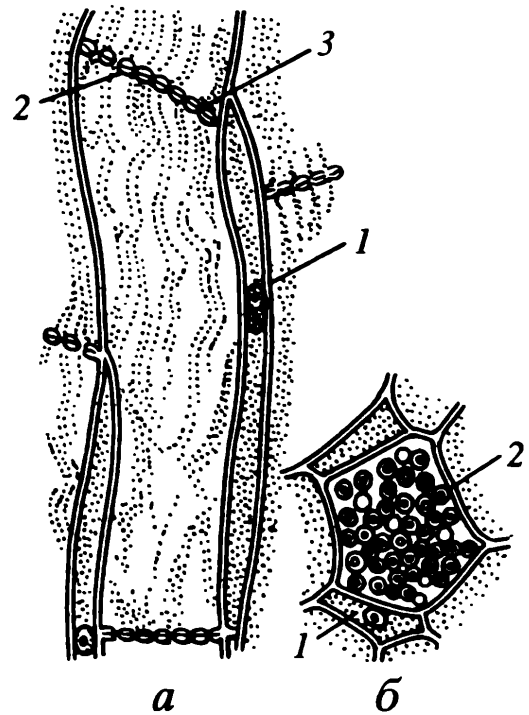
Наиболее совершенная проводящая система у цветковых растений. У них ксилема представлена более совершенными водопроводящими элементами – *сосудами*. Сосуд состоит из ряда члеников, в поперечных стенках которых образуются отверстия. Благодаря им осуществляется беспрепятственное движение растворов по длинной капиллярной трубке сосуда. Оболочки сосудов, как и у трахеид, неравномерно утолщены и пропитаны лигнином – полимерным веществом ароматического ряда, обуславливающим одревеснение клеточных стенок.

Утолщения придают сосудам механическую прочность. Через не утолщенные участки сосудов (поры) растворы могут поступать и в горизонтальном направлении в соседние сосуды и клетки паренхимы. По характеру утолщения оболочек различают сосуды кольчатые, спиральные, лестничные и точечно-поровые (рис. 11). Вследствие неодинаковой активности камбия в разное время года у многолетних стеблей и корней образуются неодинаковые по величине трахеиды и сосуды, что позволяет различать *годовые кольца*. Механические элементы древесины – *либриформ*, так же как и сосуды, эволюционно возникли из трахеид путем усиления механической, а не проводящей функции: у волокон либриформа развилась утолщенная вторичная оболочка и уменьшились число и размеры пор.

Нисходящий ток растворенных органических веществ, поступающих от листьев, осуществляется по флоэме. В состав флоэмы входят ситовидные трубки, по которым происходит передвижение ассимилятов, клеток-спутниц, механических клеток (лубяные волокна), паренхимных клеток (рис. 12).

Рис. 12. Ситовидные трубки

а — продольный разрез ситовидной трубки и сопровождающих клеток; *б* — поперечный разрез через ситовидную перегородку. 1 — сопровождающие клетки; 2 — поперечная перегородка ситовидной трубки; 3 — перфорации



Ситовидные трубки состоят из цепочки живых клеток. Между смежными клетками (члениками) трубки расположены ситовидные пластинки, пронизанные дырочками (перфорациями), через которые протопласты соседних члеников сообщаются цитоплазматическими тяжами. Ситовидная пластинка, таким образом, представляет собой поперечную стенку двух смежных клеток, составляющих ситовидную трубку. В клетках, образующих ситовидные трубки, как правило, отсутствуют ядра, но протопласты остаются живыми и деятельно проводят органические вещества. Около ситовидных трубок располагаются сопровождающие клетки, или клетки-спутницы. Они имеют ядра и цитоплазму с многочисленными митохондриями; в них происходит интенсивный обмен веществ. Членики ситовидных трубок и клетки-спутницы структурно и функционально тесно связаны между собой.

Проводящие ткани вместе с волокнами механической ткани образуют *сосудисто-волокнистые пучки*. Эти пучки пронизывают все органы растения, объединяя их в единое целое. Сосудисто-волокнистые (проводящие) пучки различаются по относительному расположению ксилемы и флоэмы в них: концентрические, коллатеральные и радиальные.

В *концентрических* пучках проводящая ткань одного рода окружает проводящую ткань другого рода: флоэма — ксилему или ксилема — флоэму.

В *коллатеральных* пучках ксилема и флоэма расположены бок о бок. В таких пучках ксилема чаще расположена ближе к оси органа, а флоэма — ближе к периферии. Такие бокобоочные (коллатеральные)

пучки характерны для стеблей и листьев большинства современных растений.

В *биколлатеральных* пучках к ксилеме примыкают два тяжа флоэмы: один — ближе к оси органа, другой — ближе к наружной стороне.

Сложные *радиальные* пучки характерны для корней растений. В них ксилема расположена по радиусам органа, между ними находятся тяжи флоэмы.

Закрытыми называют такие сосудисто-волокнистые пучки, в которых нет камбиальных клеток и они не способны разрастаться в толщину за счет образования новых клеток.

Открытые сосудисто-волокнистые пучки имеют в своем составе помимо проводящих и механических элементов еще и камбиальную ткань. Пучковый камбий представляет собой один слой постоянно продольно делящихся клеток, которые развиваются в новые проводящие и механические элементы, обеспечивающие вторичный прирост пучка.

Вопросы по теме «Ткани растений»:

1. Определение ткани. Два типа тканей, различающихся по форме образующих их клеток.
2. Образовательные ткани (меристемы). Их строение, функции и закономерности размещения в органах растений.
3. Покровные ткани (первичные и вторичные). Особенности их строения и функции.
4. Механические ткани. Основные типы механических тканей. Их строение, функции и закономерности размещения в органах растения.
5. Проводящие ткани. Два типа проводящих тканей. Их строение и функции.
6. Что такое ксилема и флоэма?
7. Основные типы сосудисто-волокнистых пучков.
8. Основные ткани (ассимиляционные, запасающие, всасывающие и др.), их строение и функции.

Глава 2

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Орган — это часть растения, имеющая определенную внешнюю (морфологическую) и внутреннюю (анатомическую) структуры в соответствии с выполняемой ею функцией. Различают вегетативные и репродуктивные органы растения.

Основными вегетативными органами высших растений являются корень и побег (стебель с листьями). Они обеспечивают процессы питания, дыхания, защиты и вегетативного размножения.

Репродуктивные органы (цветок, плод, семя) выполняют функции, связанные с половым размножением растений, и обеспечивают существование вида в целом. Характеристика этих органов будет дана при знакомстве с отделом покрытосеменные растения.

Расчленение тела растений на органы, усложнение их строения происходило постепенно в процессе развития растительного мира. Тело первых наземных растений — риниофитов, или псилофитов, — не было расчленено на корень, стебель и листья, а было представлено системой ветвящихся осевых органов — теломов (рис. 13). По мере выхода растений на сушу и приспособления их к жизни в воздушной и почвенной средах происходило изменение теломов, что привело к формированию органов.

У водорослей, грибов и лишайников тело не дифференцировано на органы и в настоящее время, а представлено талломом, или слоевищем, весьма разнообразного облика. При формировании органов проявляются некоторые общие закономерности. При росте растения увеличиваются размеры и масса тела, происходит деление клеток и их растяжение в определенном направлении. Первая ступень любого новообразования — это ориентация клеточных структур в пространстве, т.е. *полярность*. У высших семенных растений полярность обнаруживается уже в зиготе и развивающемся зародыше, где формируются два зачаточных органа: побег с верхушечной почкой и корень. Передвижение многих веществ происходит по проводящим путям полярно, т.е. в определенном направлении.

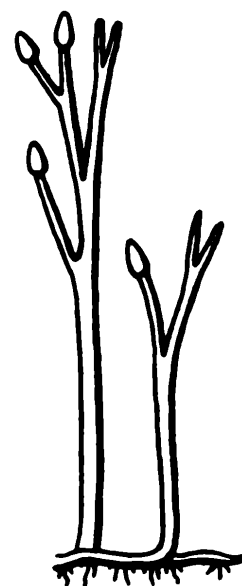


Рис. 13. Риния (*Rhynia*)
Общий вид (реконструкция)

Другая закономерность — *симметрия*. Она проявляется в расположении боковых частей по отношению к оси. Различают несколько типов симметрии: радиальную — можно провести три (и более) плоскости симметрии; билатеральную — имеет только две взаимно перпендикулярные плоскости симметрии; моносимметричное строение — различают дорсальную (спинную) и вентральную (брюшную) стороны (например, листья, а также органы, растущие горизонтально, т.е. обладающие плагиотропным ростом). Побеги, растущие вертикально, — ортотропные — обладают радиальной симметрией.

В связи с приспособлением основных органов к новым определенным условиям происходят изменения их функций, что приводит к их видоизменениям, или *метаморфозам* (клубни, луковицы, колючки, почки, цветки и др.). В морфологии растений различают гомологичные и аналогичные органы. *Гомологичные* органы имеют одинаковое происхождение, но могут различаться по форме и по выполняемым функциям. *Аналогичные* органы выполняют одинаковые функции и имеют одинаковый внешний вид, но различны по своему происхождению.

Органам высших растений свойственен ориентированный рост (движение), который является реакцией на одностороннее действие внешних факторов (свет, сила тяжести, влажность). Рост осевых органов к свету определяется как положительный (побеги) и отрицательный (главный корень) *фототропизм*. Ориентированный рост осевых органов растения, вызванный односторонним действием силы земного притяжения, определяется как *геотропизм*. Положительный геотропизм корня вызывает его направленный рост к центру Земли, отрицательный геотропизм стебля — от центра.

Побег и корень в зачаточном виде имеются у зародыша, находящегося в зрелом семени. Зародышевый побег состоит из оси (зародышевого стебелька) и семядольных листьев, или *семядолей*. Число семядолей у зародыша семенных растений колеблется от 1 до 10–12. На конце оси зародыша находится точка роста побега (рис. 14). Она образована мерис-

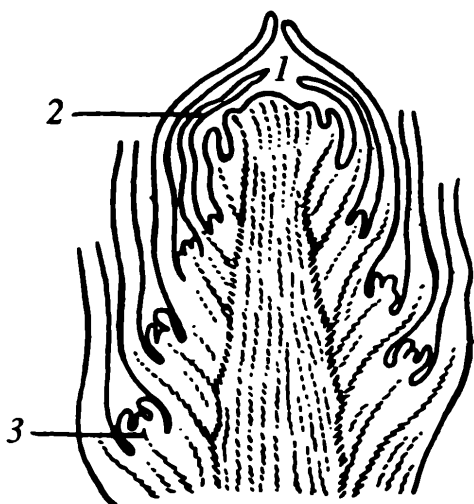


Рис. 14. Верхушка побега семенного растения (продольный разрез)

1 — точка роста; 2 — зачатки листьев; 3 — зачатки боковых побегов

темой и нередко имеет выпуклую поверхность. Это конус нарастания, или *апекс*. На верхушке побега (апексе) закладываются зачатки листьев в виде буторков или валиков, следующих за семядолями. Обычно зачатки листьев растут быстрее, чем стебель, при этом молодые листочки прикрывают друг друга и точку роста, образуя *почечку* зародыша.

Часть оси, где находятся основания семядолей, называют *семядольным узлом*; остальной участок зародышевой оси, ниже семядолей, называют *гипокотилем*, или подсемядольным коленом. Его нижний конец переходит в зародышевый корешок, представленный обычно только меристематическим конусом нарастания.

При прорастании семени постепенно начинают разрастаться все органы зародыша. Из семени первым выходит зародышевый корешок. Он укрепляет молодое растение в почве и начинает поглощать воду и растворенные в ней минеральные вещества, давая начало *главному корню* (рис. 15). Участок на границе между главным корнем и стеблем называется *корневой шейкой*. У большинства растений главный корень начинает ветвиться, при этом появляются *боковые корни* второго, третьего и более высоких порядков, что приводит к формированию корневой системы. На гипокотиле, на старых участках корня и на стебле довольно рано могут образовываться *придаточные корни*.

Почти одновременно из зародышевой почечки (апекса) развивается побег первого порядка, или главный побег, который также ветвится, образуя новые побеги второго, третьего и более высоких порядков, что приводит к формированию системы главного побега.

Что касается высших споровых растений (плауны, хвощи, папоротники), их тело (спорофит) развивается из зиготы. Начальные этапы жизни спорофита

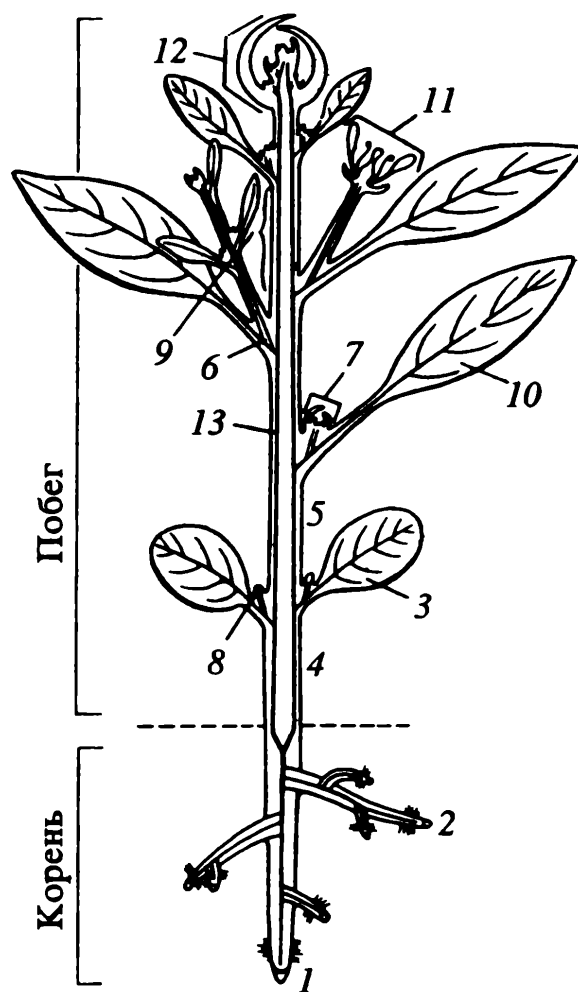


Рис. 15. Схема расчленения тела высшего растения на примере строения двудольного растения (показаны также репродуктивные органы)

1 — главный корень; 2 — боковые корни; 3 — семядоли; 4 — гипокотиль; 5 — эпикотиль; 6 — узел; 7 — пазуха листа; 8 — пазушная почка; 9 — междоузлие; 10 — лист; 11 — цветок; 12 — верхушечная почка; 13 — стебель

проходят в тканях заростков (гаметофитов). Из зиготы развивается зародыш, состоящий из зачаточного побега и корневого полюса.

Итак, тело любого высшего растения состоит из побеговой и (кроме моховидных) корневой систем, построенных из повторяющихся элементов структуры — побегов и корней.

Во всех органах высшего растения три системы тканей — покровная, проводящая и основная — непрерывно продолжают от органа к органу, отражая целостность растительного организма. Первая система образует наружный защитный покров растений; вторая, включающая флоэму и ксилему, погружена в систему основных тканей. Принципиальные различия строения корня, стебля и листа определяются различным распределением этих систем.

В ходе первичного роста, который начинается вблизи верхушек корней и стеблей, образуются первичные ткани, составляющие первичное тело растения. Первичная ксилема и первичная флоэма и связанные с ними паренхимные ткани образуют центральный цилиндр, или стелу, стебля и корня первичного тела растения. Существует несколько типов стел.

КОРЕНЬ

Функции корня. *Корень* — один из основных вегетативных органов растения. Он выполняет функцию поглощения из почвы воды с минеральными питательными веществами. Корень закрепляет и удерживает растение в почве. Кроме того, корни имеют метаболическое значение. В результате первичного синтеза в них образуются аминокислоты, ферменты, гормоны и другие вещества, которые быстро включаются в последующий биосинтез, происходящий в стеблях и листьях растения. В корнях могут откладываться запасные питательные вещества.

Корень — осевой орган, имеющий радиально-симметричное анатомическое строение. Он неопределенно долго нарастает в длину благодаря деятельности апикальной меристемы, нежные клетки которой почти всегда прикрыты корневым чехликом. В отличие от побега корень характеризуется отсутствием листьев и расчленения на узлы и междоузлия, наличием *чехлика*. Вся растущая часть корня не превышает 1 см (рис. 16).

Корневой чехлик длиной около 1 мм состоит из рыхлых тонкостенных клеток, которые постоянно заменяются новыми. У растущего корня чехлик практически обновляется каждый день. Отслаивающиеся клетки образуют слизь, облегчающую продвижение кончика корня в почве. Функции корневого чехлика — защита точки роста и обеспечение корням положительного геотропизма, который особенно сильно выражен у главного корня.

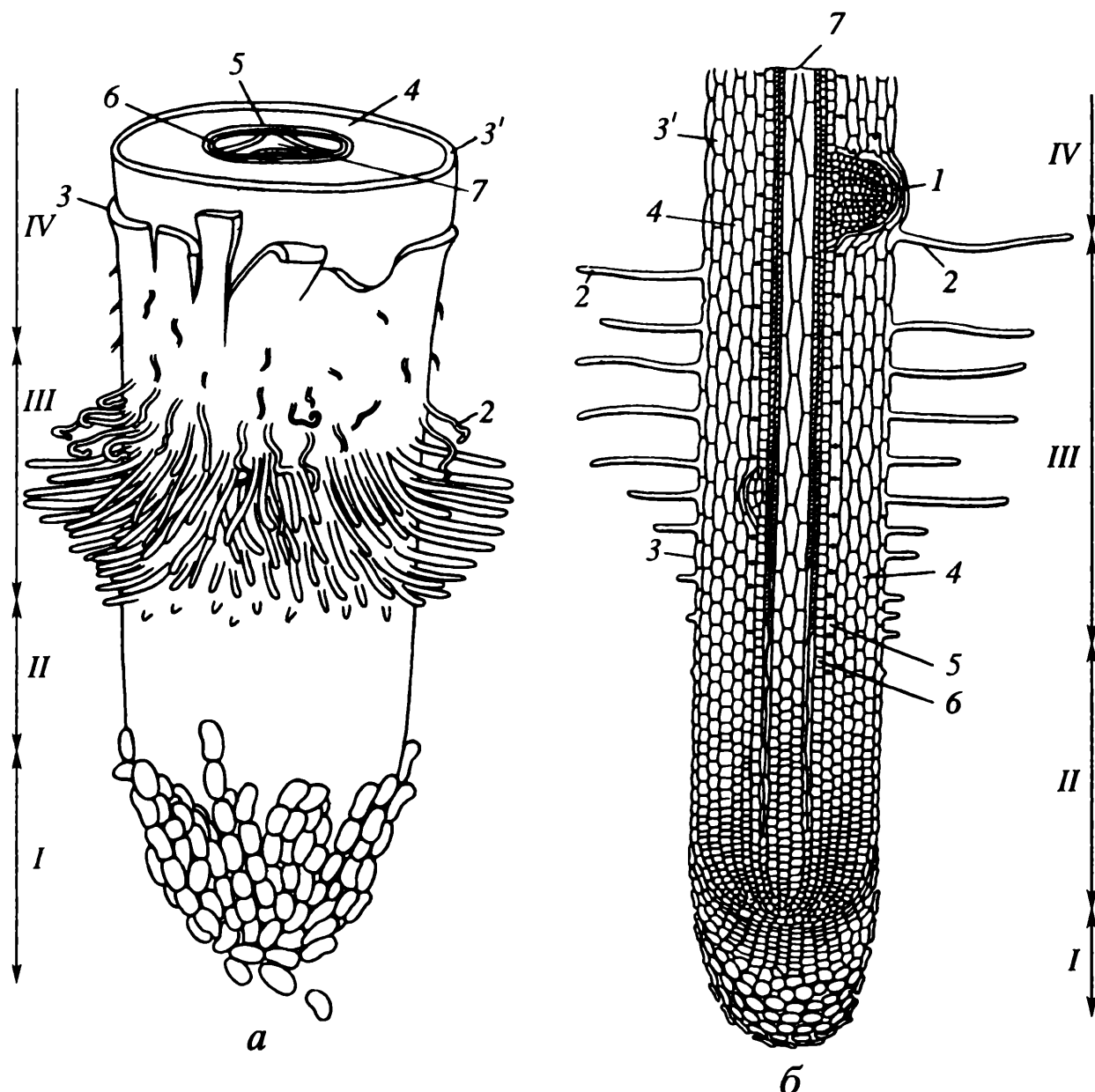


Рис. 16. Общий вид (а) и продольный срез (б) корневого окончания

I – корневой чехлик; *II* – зона роста и растяжения; *III* – зона корневых волосков, или зона всасывания; *IV* – начало зоны проведения (в этой зоне также закладываются боковые корни). 1 – заложившийся боковой корень; 2 – корневые волоски на эпиблеме; 3 – эпиблема; 3' – экзодерма; 4 – мезодерма; 5 – эндодерма; 6 – перицикл; 7 – осевой цилиндр

К чехлику примыкает зона деления размером около 1 мм, составленная клетками меристемы. Меристема в процессе митотического деления откладывает клетки внутрь, обеспечивая рост корня, и наружу, пополняя клетки корневого чехлика.

За зоной деления следует *зона растяжения*. Здесь длина корня увеличивается в результате растяжения клеток. Протяженность зоны растяжения – несколько миллиметров.

За зоной растяжения располагается *зона всасывания*, или *поглощения*. В этой зоне из клеток первичной покровной ткани – эпіблемы – образуются многочисленные *корневые волоски*, которые всасывают

почвенный раствор. Зона поглощения имеет длину в несколько сантиметров, именно здесь корни всасывают основную массу воды и растворенных в ней солей. *Всасывающий аппарат корня* — подвижное образование, меняющее свое место в почве с ростом корня. Корневые волоски по мере роста корня погибают, зона всасывания возникает на вновь вырастающем участке корня, соответственно всасывание питательных веществ происходит из нового объема почвы. На месте прежней зоны поглощения формируется зона проведения, располагающаяся над зоной поглощения.

Первичное строение корня. Первичное строение корня возникает в результате дифференциации меристемы апекса. В первичной структуре корня, вблизи его кончика, различают три слоя: наружный — эпиблему, средний — первичную кору, центральный осевой цилиндр — стелу (рис. 17).

Внутренние ткани закономерно и в определенной последовательности возникают в зоне деления, в апикальной меристеме. Здесь наблюдается четкое разделение на два отдела. Наружный отдел, происходящий от среднего слоя инициальных клеток, носит название *периблемы*. Внутренний отдел происходит от верхнего слоя инициальных клеток и называется *плеромой*.

Плерома дает начало стеле, при этом одни клетки превращаются в сосуды и трахеиды, другие — в ситовидные трубки, третьи — в клетки сердцевины и т.д. Клетки периблемы превращаются в первичную кору корня, состоящую из паренхимных клеток основной ткани.

Из наружного слоя клеток — *дерматогена* — на поверхности корня обособляется первичная покровная ткань — эпиблема, или ризодерма. Это однослойная ткань, достигающая полного развития в зоне поглощения. Сформированная ризодерма образует тончайшие многочисленные выросты — корневые волоски. Корневой волосок недолговечен и только в растущем состоянии активно поглощает воду и растворенные в ней вещества. Образование волосков способствует увеличению общей поверхности всасывающей зоны в 10 раз и более. Длина волоска не более 1 мм. Оболочка его очень тонкая, состоит из целлюлозы и пектиновых веществ.

Возникшая из периблемы первичная кора состоит из живых тонкостенных паренхимных клеток и представлена тремя четко отличающимися друг от друга слоями: эндодермой, мезодермой и экзодермой.

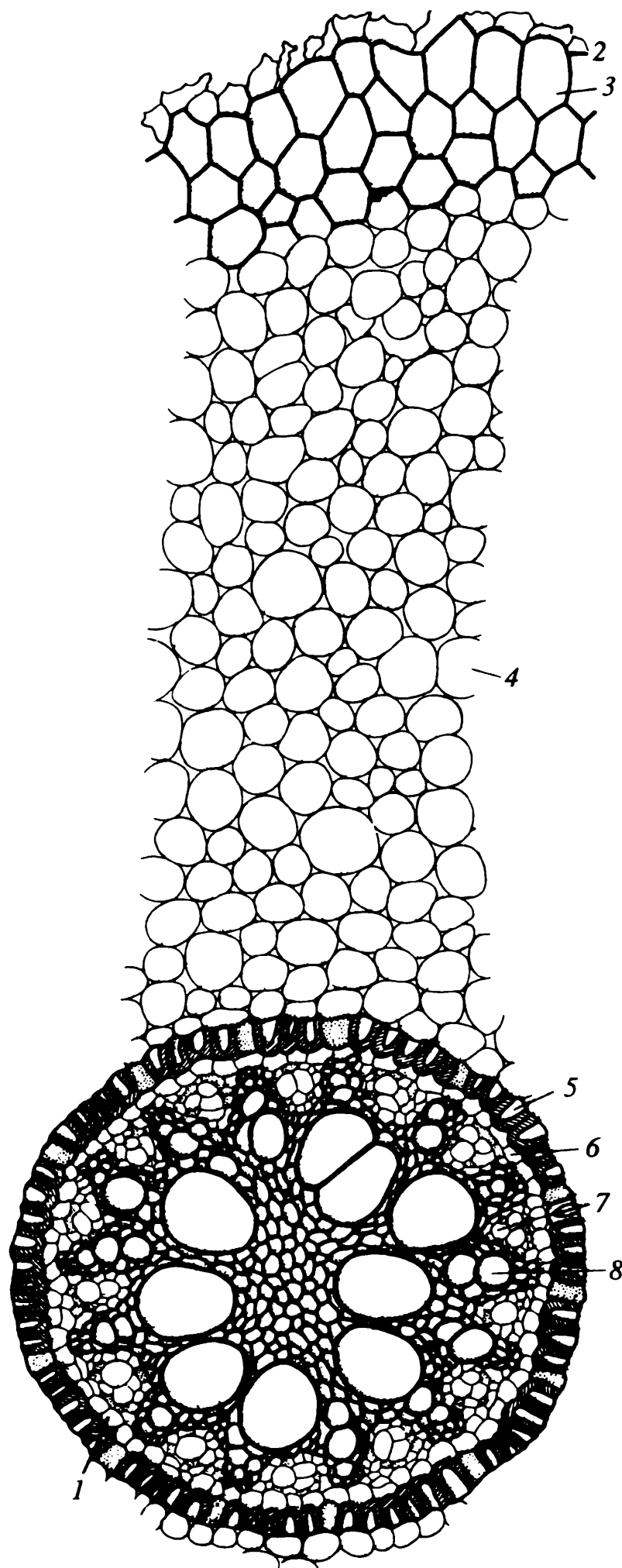
Непосредственно к центральному цилиндру (стеле) прилегает внутренний слой первичной коры — *эндодерма*. Она состоит из одного ряда клеток, имеющих утолщения на радиальных стенках, так называемые пояски Каспари, которые перемежаются тонкостенными клетками — пропускными клетками. Эндодерма контролирует поступление веществ из коры в центральный цилиндр и обратно.

Кнаружи от эндодермы расположена *мезодерма* — средний слой первичной коры. Она состоит из рыхло расположенных клеток с системой межклетников, по которым идет интенсивный газообмен. В мезодерме происходят синтез и передвижение в другие ткани пластических веществ, накапливаются запасные вещества, располагается микориза.

Наружная часть первичной коры называется *экзодермой*. Она располагается непосредственно под ризодермой, а по мере отмирания корневых волосков оказывается на поверхности корня. В этом случае экзодерма может выполнять функцию покровной ткани: происходят утолщение и опробковение клеточных оболочек и отмирание содержимого клеток. Среди опробковевших клеток остаются пропускающие неопробковевшие клетки, через которые проникают вещества.

Рис. 17. Первичное строение корня ириса

1 — центральный цилиндр;
2 — остатки эпиблемы; 3 — экзодерма; 4 — основная паренхима первичной коры — мезодерма; 5 — эндодерма; 6 — перицикл; 7 — флоэма; 8 — ксилема



Наружный слой стелы, примыкающий к эндодерме, получил название *перицикла*. Клетки его долго сохраняют способность к делению. В этом слое закладываются боковые корешки, поэтому перицикл называют корнеродным слоем.

Для корней характерно чередование в стеле участков ксилемы и флоэмы. Ксилема образует звезду (с разным числом лучей у разных групп растений), а между ее лучами располагается флоэма. В самом центре корня могут находиться элементы ксилемы, склеренхима или тонкостенная паренхима. Чередование ксилемы и флоэмы по периферии стелы — характерная особенность корня, что резко отличает его от стебля.

Таково первичное строение корня. Оно характерно для молодых корней всех групп растений. У плаунов, хвощей, папоротников и однодольных растений первичная структура корня сохраняется в течение всей его жизни.

Вторичное строение корня. В корнях голосеменных и двудольных растений первичная структура корня сохраняется лишь до начала его утолщения в результате деятельности вторичных боковых меристем — камбия и феллогена (пробкового камбия). Процесс вторичных изменений начинается с появления прослоек камбия под участками первичной флоэмы, внутрь от нее. Камбий возникает из слабо дифференцированной паренхимы центрального цилиндра. Внутри он откладывает элементы вторичной ксилемы (древесины), наружу — элементы вторичной флоэмы (луб). Сначала прослойки камбия разобщены, но потом они смыкаются и образуют сплошной слой (рис. 18). Это происходит благодаря делению клеток перицикла против лучей ксилемы. Камбиальные участки, возникшие из перицикла, образуют только паренхимные клетки сердцевинных лучей, остальные клетки камбия образуют проводящие элементы — ксилему и флоэму. Этот процесс может продолжаться долго, и корни достигают значительной толщины. При делении клеток камбия исчезает радиальная структура, характерная для первичного строения корня. Однако и в многолетнем корне, в его центральной части, остается отчетливо выраженная лучевая первичная ксилема.

В перицикле возникает и пробковый камбий (феллоген). Феллоген откладывает наружу слои клеток вторичной покровной ткани — пробки. Первичная кора (эндодерма, мезодерма и экзодерма), изолированная пробковым слоем от внутренних живых тканей, отмирает.

Корневые системы. *Совокупность всех корней растения называется корневой системой.* Она включает главный корень, боковые и придаточные корни.

Корневая система бывает стержневой или мочковатой. *Стержневая* корневая система характеризуется преимущественным развитием

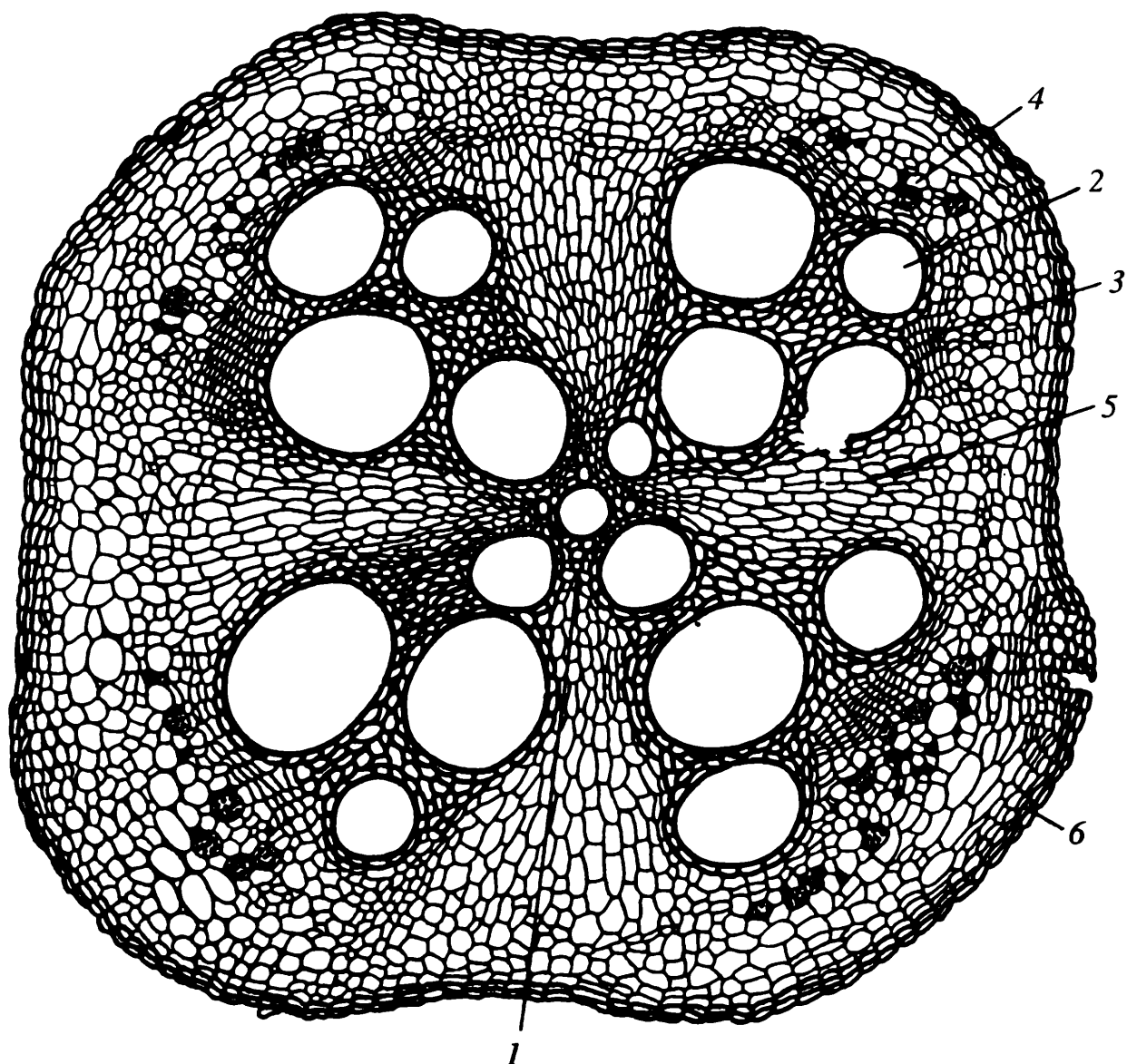


Рис. 18. Вторичное строение корня тыквы

1 – первичная ксилема; 2 – вторичная ксилема; 3 – камбий; 4 – флоэма; 5 – радиальные луч; 6 – перидерма

главного корня в длину и толщину, он хорошо выделяется среди других корней. В стержневой корневой системе помимо главного и боковых корней могут возникать стеблеродные и корнеродные придаточные корни. Большинство двудольных растений обладает стержневой корневой системой.

У всех однодольных растений и у некоторых двудольных, особенно размножающихся вегетативно, главный корень рано отмирает или развивается слабо и корневая система образуется из придаточных корней, возникающих у основания стебля. Такая корневая система называется *мочковатой*.

Для развития корневой системы большое значение имеют свойства почвы. Почва влияет на структуру корневой системы, на рост ее

корней, глубину проникновения и пространственное размещение их в почве.

Выделения корней создают на поверхности растущего корня и вокруг него в почве зону, изобилующую бактериями, грибами и другими микроорганизмами, которую называют *ризосферой*. Формирование поверхностных, глубинных и других корневых систем отражает приспособление растений к условиям почвенного водоснабжения.

Кроме того, в любой корневой системе непрерывно происходят изменения, связанные с возрастом растения, сменой времен года и др.

Специализация и метаморфозы корней. Помимо основных функций корни могут выполнять некоторые другие, при этом происходят видоизменения корней, их метаморфозы.

В природе значительно распространено явление симбиоза корней высших растений с почвенными грибами. Окончания корней, оплетенные с поверхности гифами гриба или содержащие их в коре корня, называются *микоризой* («грибокорень»). Микориза бывает наружной, или эктотрофной, внутренней, или эндотрофной, и наружно-внутренней.

Эктотрофная микориза заменяет растению корневые волоски, которые обычно при этом не развиваются. Как наружная, так и наружно-внутренняя микориза отмечена у древесных и кустарниковых растений (например, у дуба, клена, березы, орешника и др.).

Внутренняя микориза развивается у многих видов травянистых и древесных растений (например, у многих видов злаков, лука, грецкого ореха, винограда и др.). Такие семейства, как вересковые, грушанковые и орхидные, не могут существовать без микоризы.

Симбиотические отношения между грибом и автотрофным растением проявляются в следующем. Автотрофные растения обеспечивают грибной симбионт доступными для него растворимыми углеводами. В свою очередь грибной симбионт снабжает растение важнейшими минеральными веществами (азотофиксирующий грибной симбионт доставляет растению азотные соединения), быстро ферментирует трудно растворимые запасные питательные вещества, доводя их до глюкозы, избыток которой повышает всасывающую деятельность корня.

Помимо микоризы (микосимбиотрофия) в природе встречается симбиоз корней с бактериями (бактериосимбиотрофия), не имеющий такого широкого распространения, как первый. Иногда на корнях образуются наросты, называемые *клубеньками*. Внутри клубеньков находится множество клубеньковых бактерий, обладающих свойством фиксировать атмосферный азот.

Запасающие корни. Многие растения способны откладывать в корнях запасные питательные вещества (крахмал, инсулин, сахар и др.). Видоизмененные корни, выполняющие функцию запасаания, получи-

ли название корнеплодов (например, у свеклы, моркови и др.) или корневых шишек (сильно утолщенные придаточные корни георгина, чистяка, любки и др.). Между корнеплодами и корневыми шишками имеются многочисленные переходы.

Втягивающие корни. У некоторых растений происходит резкое сокращение корня в продольном направлении у его основания (например, у луковичных растений). Втягивающие корни широко распространены у покрытосеменных растений. Эти корни обуславливают плотное прилегание к земле розеток (например, у подорожника, одуванчика и др.), подземное положение корневой шейки и вертикального корневища обеспечивает углубление клубней на некоторую глубину. Таким образом, втягивающие корни помогают побегам находить наилучшую глубину залегания в почве.

Воздушные корни. Воздушные корни развиваются у многих тропических эпифитов (из семейств орхидных, ароидных и бромелиевых). Они имеют аэренхиму и могут поглощать атмосферную влагу. На заболоченных почвах в тропиках у деревьев образуются *дыхательные корни* (пневматофоры), которые поднимаются вверх над поверхностью почвы и снабжают подземные органы воздухом через систему отверстий.

У деревьев, произрастающих по берегам тропических морей в составе мангровых зарослей в приливно-отливной полосе, образуются *ходульные корни*. Благодаря сильному разветвлению этих корней деревья сохраняют устойчивость на зыбком грунте.

Вопросы по теме «Вегетативные органы высших растений. Корень»:

1. Основные органы высших растений.
2. Общие закономерности формирования вегетативных органов и их размещение.
3. Корень. Морфологические отличия от стебля. Строение корневых систем.
4. Метаморфозы корня.
5. Анатомическое строение корня (первичное и вторичное).
6. Основные и дополнительные функции корня.
7. Что такое микориза?

ПОБЕГ

Побег имеет более сложную структуру, чем корень. Он представляет собой ось (стебель) с расположенными на ней листьями и почками — зачатками новых побегов, возникающими в определенном порядке на оси. Эти зачатки новых побегов обеспечивают нарастание побега и его ветвление, т.е. образование системы побегов.

В отличие от корня побег расчленен на междоузлия и узлы с одним или несколькими листьями, прикрепленными к каждому узлу. Междоузлия могут быть длинными, и тогда побеги называются *удлиненными*, если же междоузлия короткие, побеги называются *укороченными*. Угол между стеблем и листом в месте его отхождения называется *листовой пазухой*. Разнообразие морфологии побега определяют также расположение листьев, способ их прикрепления, характер ветвления, тип роста и биологические особенности побега (его развитие в воздушной среде, под землей, в воде).

В современной морфологии растений побег в целом как производное единой части верхушечной меристемы принимают за единый орган того же ранга, что и корень. Побег как единый орган обладает метамерностью, т.е. в нем хорошо выражены элементы — *метамеры*, повторяющиеся вдоль его продольной оси. Каждый метамер состоит из узла с отходящими от него листом или листьями, пазушной почки и лежащего ниже междоузлия.

Первый побег развивается из зародышевого побега, представленного гипокотилем, семядолями, отходящими от семядольного узла, и почечкой (верхушечная почка), из которой формируются все последующие метамеры первого, или главного, стебля.

Пока верхушечная почка сохраняется, побег способен к дальнейшему росту в длину с образованием новых метамеров. Из почек, расположенных в пазухах листьев, развиваются боковые побеги, на каждом из которых имеются *верхушечная* и *пазушные* почки.

Почка снаружи покрыта плотными кожистыми чешуйками, под которыми в центре почки находятся зачаточный стебель и маленькие зачаточные листья. В пазухах этих листьев расположены зачаточные почки, каждая из которых представляет собой побег. Внутри почки находится меристема — апекс верхушечного побега, представляющий собой ростовой центр, который обеспечивает формирование всех органов и первичных тканей побега.

Почки могут быть вегетативными и генеративными (цветочными). Из вегетативной почки вырастает стебель с листьями и почками, из генеративной — развивается соцветие или одиночный цветок.

Ветвление побега. Боковые ветви построены и растут так же, как и главный стебель. Соответственно этому главный стебель называют осью первого порядка, ветви, развивающиеся из его пазушных почек, — осями второго порядка и т.д.

Степень ветвистости, направление роста ветвей и их размеры определяют внешний вид растений, их *габитус*. Различают два типа ветвления: *верхушечное* и *боковое*. Верхушечное ветвление характеризуется разделением конуса нарастания на две части, каждая из которых дает побег. Такое ветвление называется *вильчатым*, или *дихотомическим*.

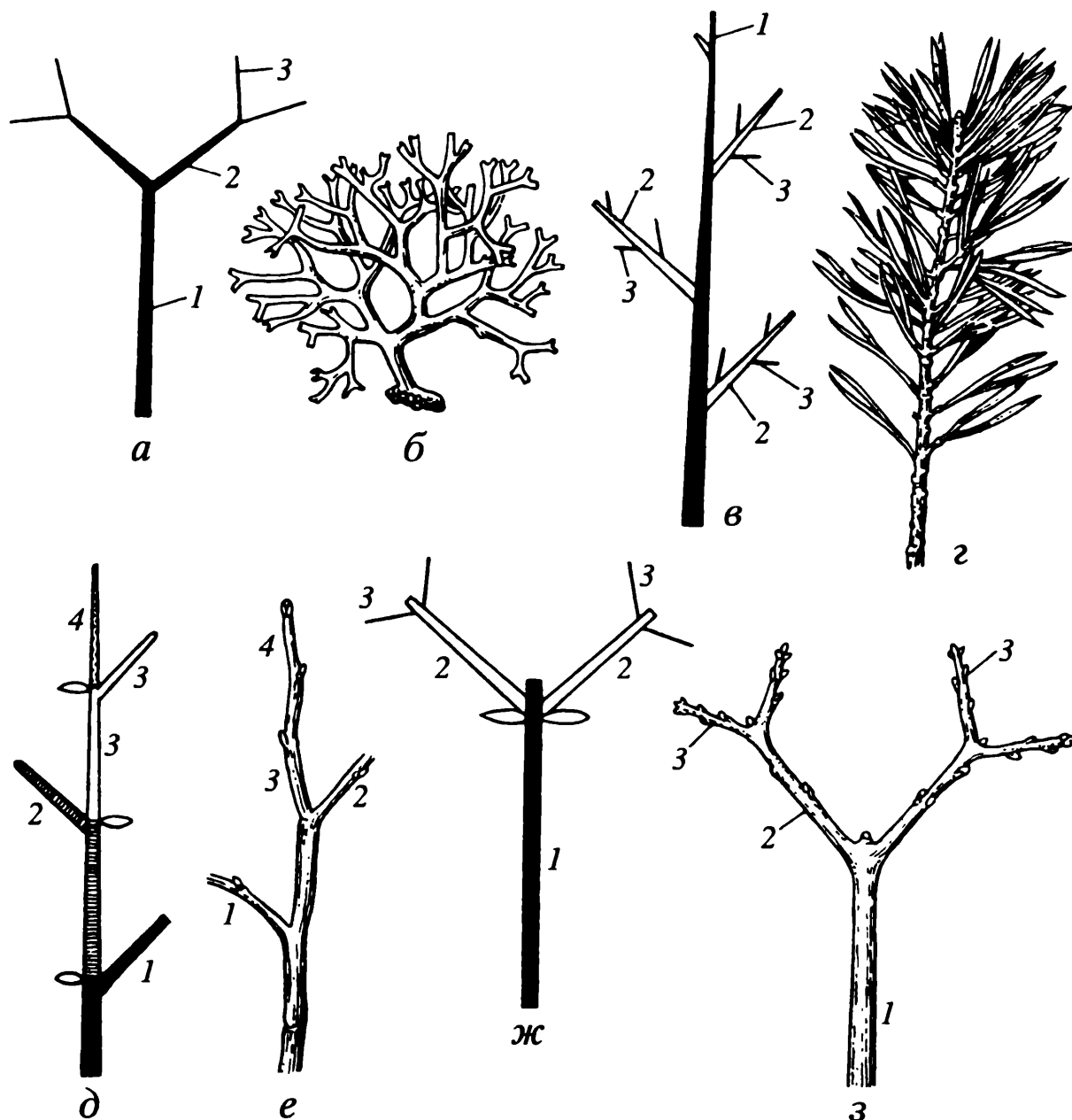


Рис. 19. Типы ветвления

Верхушечное дихотомическое: *а* — схема; *б* — водоросль диктиота. Боковое моноподиальное: *в* — схема; *г* — ветка сосны. Боковое симподиальное по типу монохазия: *д* — схема; *е* — ветка черемухи. Боковое симподиальное по типу дихазия: *ж* — схема; *з* — ветка сирени. 1, 2, 3, 4 — оси первого и последующих порядков

Дихотомическое ветвление встречается у некоторых моховидных и плауновидных растений (рис. 19).

При боковом ветвлении побеги развиваются из пазушных почек, и оно может быть моноподиальным или симподиальным.

Моноподиальное ветвление характеризуется тем, что конус нарастания главного побега функционирует многие годы, надстраивая стебель и увеличивая длину оси первого порядка. Из пазушных почек образуются оси второго порядка. Моноподиальное ветвление

свойственно голосеменным (ель, сосна, лиственница), многим древесным покрытосеменным (дуб, бук, клен, черемуха) и многим травянистым розеточным растениям (подорожник, одуванчик, клевер).

Симподиальное ветвление обусловлено отмиранием верхней части побега и развитием вегетативного побега из верхней пазушной почки, который обычно продолжает главную ось (тополь, береза, ива, багульник, брусника, злаки, осоки и др.). Такие побеги называют побегами замещения.

Ложновильчатое ветвление напоминает дихотомическое, но представляет собой симподиальное при супротивном листорасположении (сирень, дёрен, конский каштан и др.).

По направлению роста различают побеги *прямоходящие*, *наклоненные*, *поникающие*, *свисивающиеся*, *восходящие*, *лежащие*, или *стелющиеся*, *ползучие*, *вьющиеся* и *лазающие*.

По строению и продолжительности жизни побегов растения делятся на травянистые и деревянистые. По продолжительности жизни *травянистые растения* могут быть однолетними, двулетними и многолетними. *Однолетние* растения живут менее года. *Двулетние* растения в первый год жизни образуют вегетативные органы и накапливают в корнях запасные питательные вещества; на второй год они цветут и после плодоношения отмирают (морковь, редька, свекла и др.). *Многолетние* травянистые растения живут более двух лет, у них ежегодно из почек развиваются надземные побеги. Эти почки, называемые почками возобновления, в большинстве случаев находятся под землей на корневищах, клубнях, луковицах, которые представляют собой видоизмененные побеги.

Деревянистые растения характеризуются наличием не отмирающих на зиму многолетних надземных, сильно одревесневших побегов. Они представлены деревьями и кустарниками. У деревьев хорошо развиты главный стебель — ствол, достигающий обычно большой высоты, и крона, состоящая обычно из многочисленных более мелких боковых ветвей. У кустарников главный ствол недолговечен или слабо развит. Из пазушных и придаточных почек, находящихся в его основании, развиваются побеги, которые достигают значительного развития (крушина, лещина, жимолость и др.).

У *кустарничков* стебли многолетние, но у них слабо выражены вторичные утолщения и рост в высоту (брусника, голубика, багульник, клюква и др.).

У *полукустарничков* основания побегов одревесневают и сохраняются несколько лет. Верхние части побегов к зиме отмирают. Из пазушных почек, расположенных на зимующих участках побегов, весной следующего года отрастают новые побеги (некоторые виды полыни, сабельник).

Метаморфозы побега. К метаморфозам побега относятся различные формы видоизменений подземных и надземных побегов.

Подземные побеги образуются в почве, и характер их видоизменений связан с накоплением запасных питательных веществ, чтобы пережить неблагоприятные для вегетации сезоны — зиму, засуху и др. Запасные вещества могут откладываться в таких подземных побегах, как клубни, луковицы, корневища.

Клубни представляют собой утолщения подземного побега. Обычно они образуются на концах удлинённых подземных стеблей, развивающихся в пазухах подземных бесцветных чешуевидных листьев, называемых столонами (например, картофель). Верхушечные почки столонов утолщаются, при этом их ось разрастается и превращается в клубень, а от чешуевидных листьев остаются только бровки. В пазухе каждой бровки сидят группы почек — глазки. Столоны легко разрушаются, а клубни служат органами вегетативного размножения.

Луковица — подземный, сильно укороченный побег. Стебель в луковице занимает незначительную часть и называется донцем. К донцу прикреплены низовые сочные листья, называемые чешуями. Наружные чешуи луковицы часто сухие, кожистые, выполняющие защитную функцию. Верхние листья находятся в верхушечной почке донца, развивающейся в надземные зеленые листья и в цветоносную стрелку. Из нижней части донца луковицы развиваются придаточные корни. Луковицы характерны для растений из семейства лилейных (лилии, тюльпаны, лук и др.), амариллисовых (амариллисы, нарциссы и др.). Большинство луковичных растений относятся к эфемероидам, имеющим очень короткий период вегетации и обитающим в основном в условиях аридного климата.

Корневище, или *ризом*, — подземный побег, внешне напоминающий корень или части корневой системы. По направлению роста он может быть *горизонтальным*, *косым* или *вертикальным*. Корневище выполняет функции отложения запасных веществ, возобновления и иногда вегетативного размножения у многолетних растений, не имеющих во взрослом состоянии главного корня. Корневище не имеет зеленых листьев, однако хотя бы в молодой части имеет хорошо выраженную мемерную структуру. Узлы выделяются по листовым рубцам, остаткам сухих листьев или по живым чешуевидным листьям и по расположению пазушных почек. По этим признакам оно отличается от корня. На корневище образуются придаточные корни, из почек вырастают боковые ответвления и надземные побеги.

Верхушечная часть корневища, постоянно нарастая, продвигается вперед и переносит почки возобновления в новые точки, при этом корневище в старой части постепенно отмирает. В зависимости от интенсивности нарастания корневищ и от преобладания коротких и

длинных междоузлий различают *длиннокорневищные* и *короткокорневищные* растения.

Корневища, как и надземные побеги, обладают симподиальным или моноподиальным ветвлением. При ветвлении корневища образуются дочерние корневища, что приводит к формированию куртин надземных побегов. Если корневище распадается, то образовавшиеся части его обособляются и происходит вегетативное размножение. Совокупность новых особей, образовавшихся из одной вегетативным путем, называется *клоном*.

Корневища свойственны многолетним травянистым растениям, но иногда встречаются у кустарников (бересклет) и некоторых кустарничков (брусника, черника).

К метаморфозам побега относятся также надземные видоизменения — это надземные *столоны* и *усы*. У некоторых растений молодые побеги начинают расти горизонтально по поверхности почвы, как *плети*. Через некоторое время верхушечная почка такого побега погибает, а плети разрушаются, а дочерние особи существуют самостоятельно. Функция этих плетей заключается в захвате площади и расселении новых особей, т.е. они выполняют функцию вегетативного размножения. Плети — это надземные столоны, имеющие зеленые листья и участвующие в процессе фотосинтеза. Они встречаются у многих растений (костяника, зеленчук, живучка и др.). У некоторых растений (земляника, частично костяника) надземные столоны не имеют зеленых листьев, стебли их тонкие с длинными междоузлиями. Они получили название *усов*. Обычно после укоренения их верхушечной почки они разрушаются.

К другим метаморфозам надземных побегов относятся *колючки* листового (кактус, барбарис) и стеблевого (дикая яблоня, дикая груша, барбарис и др.) происхождения. Формирование колючек связано с приспособлением растений к недостатку влаги. Кроме того, у некоторых растений засушливых местообитаний происходит уплощение стебля или побега, образуются так называемые *филлокладии* и *кладодии* (например, иглица). На побегах иглицы, в пазухах чешуевидных листьев, образуются плоские листовидные филлокладии, соответствующие целому пазушному побегу и имеющие ограниченный рост. Кладодии в отличие от филлокладиев — это уплощенные стебли, обладающие способностью длительного роста. Побеги, иногда и листья, могут превращаться в *усики*, которые в процессе длительного верхушечного роста способны закручиваться вокруг опоры.

Лист

Морфология листа. *Лист* – это боковой орган побега, выполняющий функцию фотосинтеза, газообмена и транспирации. Помимо основных функций в листе происходит отложение запасных питательных веществ, он может быть органом вегетативного размножения и т.д.

Листья у цветковых растений образуются из меристемы конуса нарастания побега. Зачатки листьев возникают на некотором расстоянии от апекса побега, образуя на поверхности выступы в виде бугорков и валиков. По мере их роста они приобретают плоскую форму и дорсо-вентральное (спинно-брюшное) строение в отличие от более или менее цилиндрических и радиально-симметричных осевых органов – стебля и корня.

Спинно-брюшное строение листа определяется тем, что лист имеет верхнюю и нижнюю стороны, резко различающиеся по анатомическому строению, по характеру жилок, по опушению и т.д. Верхнюю сторону листа называют внутренней (или брюшной), а нижнюю – наружной (или спинной).

Листья имеют ограниченный рост, так как довольно скоро теряют способность к верхушечному нарастанию. Достигнув определенных размеров, лист до конца жизни остается без изменений.

Листья располагаются на стебле в определенном порядке. Порядок размещения листьев на стебле отражает симметрию в структуре побега. Различают три типа размещения листьев: очередное, или спиральное, супротивное и мутовчатое (рис. 20).

Очередное листорасположение – это расположение листьев по спирали, при этом от каждого узла стебля отходит один лист.

При *супротивном* листорасположении листья сидят на каждом узле попарно, один против другого.

При *мутовчатом* листорасположении на одном узле размещается три листа и более.

Обычно листья размещаются на растении так, чтобы обеспечить наименьшую взаимную затеняемость. Это явление получило название *листовой мозаики*.

Типичный лист состоит из *листовой пластинки*, *черешка*, *основания* и *прилистников* (рис. 21). Если основание листа расширяется, охватывая стебель, образуется влагалище, в образовании которого может участвовать и черешок. Лист, соединенный со стеблем основанием черешка, называют *черешковым*, а соединенный с ним основанием листовой пластинки – *сидячим*. У влагалищных листьев основание охватывает расположенное выше междоузлие полностью или частично на большем или меньшем протяжении.



Рис. 20. Основные типы листорасположения

1 – спиральное у дуба (молодой растущий побег, видны прилистники); 2 – схема основной генетической спирали; 3 – двурядное у гастерии; а – вид растения сбоку; б – вид сверху (схема); 4 – мутовчатое у олеандра; 5 – супротивное у сирени

У некоторых видов растений (представители семейства мотыльковых и др.) у основания листа возникают парные боковые выросты-прилистники, защищающие лист на ранних стадиях его развития. Их размеры и форма различны. Прилистники существуют в течение всей жизни листа или опадают после разворачивания листа на побеге.

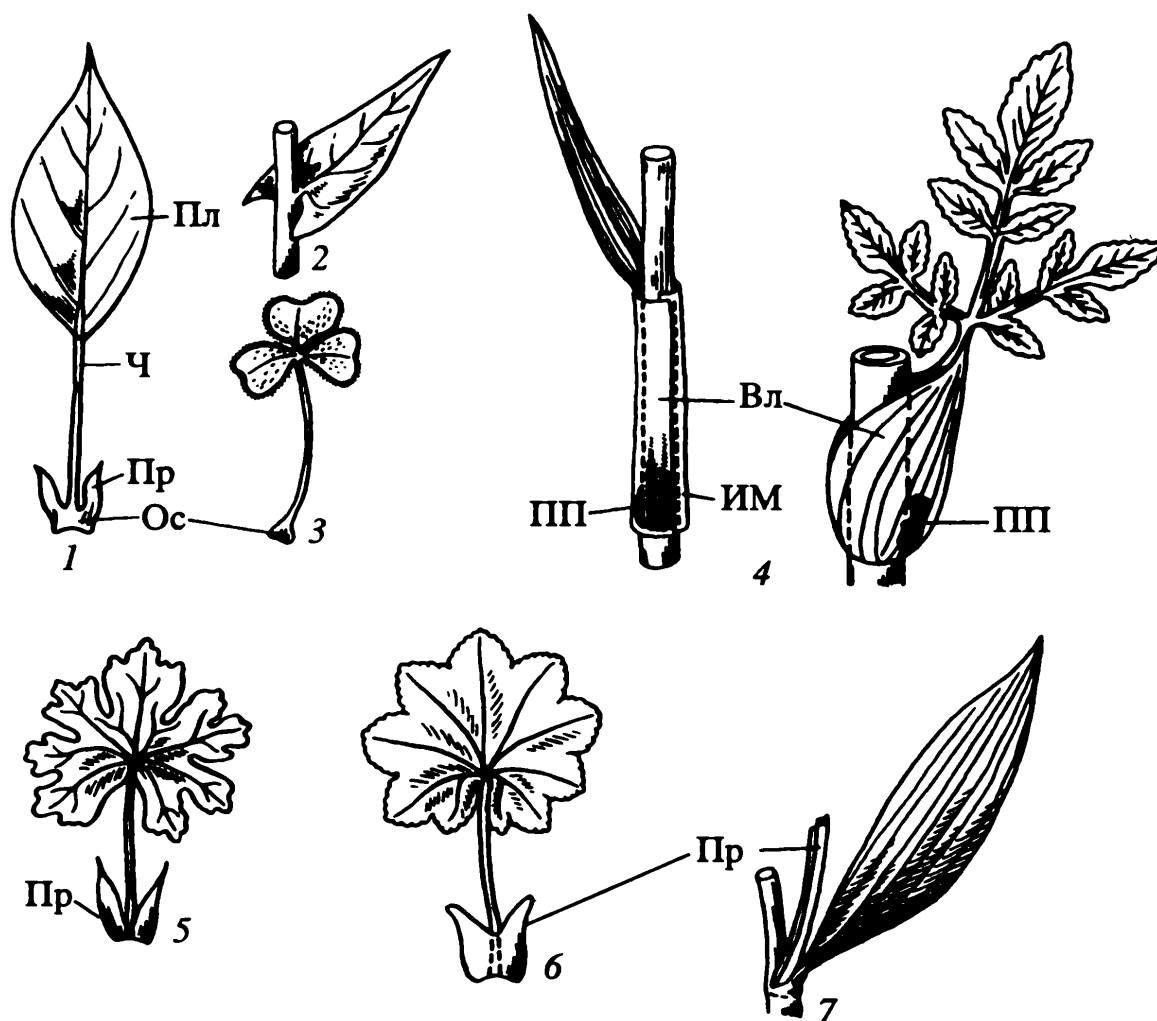


Рис. 21. Типы листьев и их составные части

1 – черешковый; 2 – сидячий; 3 – с подушечкой в основании; 4 – с влагалищем; 5 – со свободными прилистниками; 6 – с приросшими прилистниками; 7 – с пазушными прилистниками. Пл – пластинка; Ос – основание; Вл – влагалище; Пр – прилистники; Ч – черешок; ПП – пазушная почка; ИМ – интеркалярная меристема

Такие особенности листа, как его плоская форма, дорсовентральность, ограниченный рост и другие, полностью относятся к его основной части – пластинке, которая и выполняет основные функции листа.

Формы листовой пластинки разнообразны. Они определяются соотношением ее длины и ширины и положением наиболее широкой ее части (рис. 22). Пластинки бывают *округлые, овальные, продолговатые, яйцевидные, обратнояйцевидные, широкояйцевидные, обратноширокояйцевидные, линейные*. По очертанию, форме, консистенции выделяют листья *чешуйчатые, игловидные, щетинистые, мечевидные, тесьмовидные, щитовидные*. При морфологическом описании листьев учитываются особенности основания, верхушки и края пластинки.

Основание листа может быть *клиновидным, округлым, сердцевидным, неравнобоким, срезанным, суженным, стреловидным и копьевидным*. Верхушка листа бывает *тупой, острой, заостренной, остроконечной и выемчатой*.

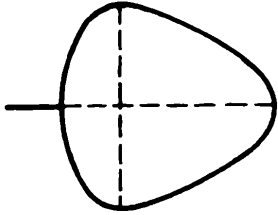
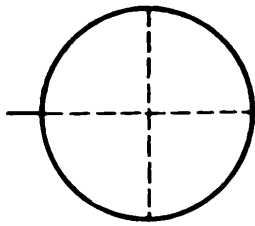
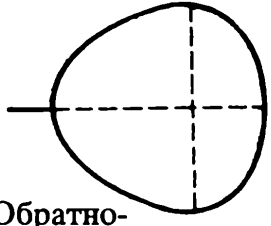
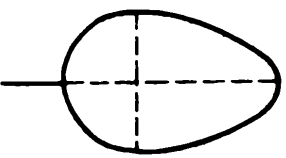
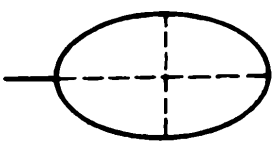
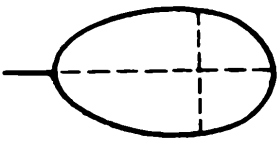




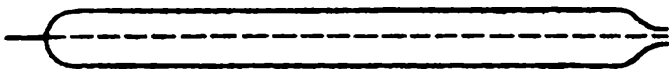
	Наибольшая ширина находится ближе к основанию листа	Наибольшая ширина находится посередине листа	Наибольшая ширина находится ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или превышает ее очень мало	 Широкояйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1,5–2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратнояйцевидный
Длина превышает ширину в 3–4 раза	 Узкояйцевидный	 Ланцетный  Продолговатый	 Обратно-узкояйцевидный
Длина превышает ширину более чем в 5 раз	 Линейный		

Рис. 22. Обобщенная схема форм листовой пластинки

Край листа имеет вырезки разной глубины. В тех случаях, если они не заходят глубже $1/4$ ширины полупластинки, лист называют *цельным*, а край его — *изрезанным*. Край может быть *волнистым*, *выемчатым*, *городчатым*, *зубчатым*, *пальчатым* и *двоякопильчатым*.

Листья, у которых вырезы края глубже $1/4$ ширины полупластинки, называют *расчлененными*. Расчленение может быть *тройчатым*, *пальчатым* и *перистым*. Если вырезы не глубже $1/2$ ширины полупластинки, листья считают *лопастными*, если они глубже $1/2$ ширины полупластинки, но не доходят до средней жилки — *раздельными*. Если они доходят до средней жилки или до основания пластинки — *рассеченными* (рис. 23).

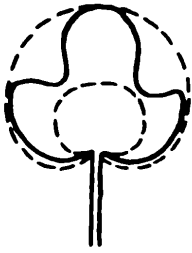
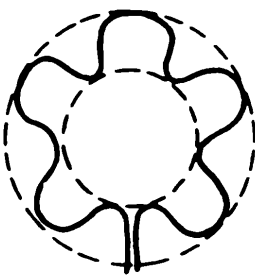
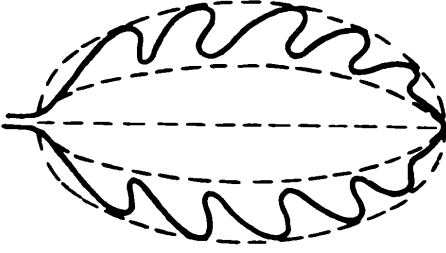
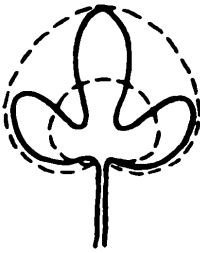
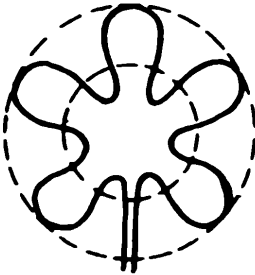
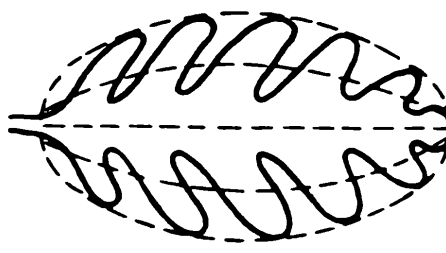
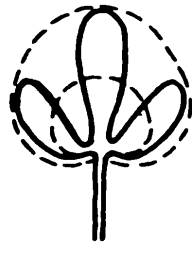
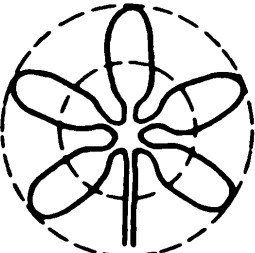
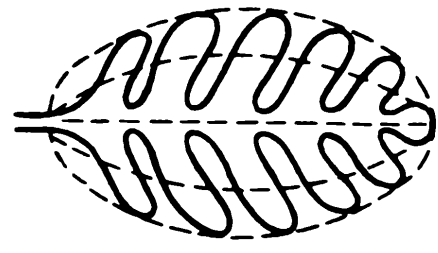

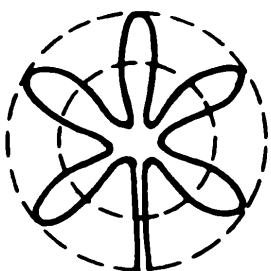
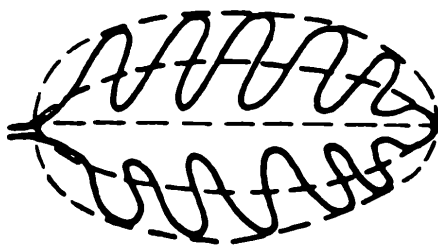
		Тройчато- (трех-)	Пальчато-	Перисто-
Простые листья	Лопастный (расчлененный менее чем до половины ширины полупластинки)			
	Раздельный (расчлененный глубже половины ширины полупластинки)			
	Расчлененный (до основания)			
Сложные листья (листочки на черешках)				

Рис. 23. Типы расчленения пластинки простого и сложного листа

Выступающие части у лопастных листьев называют *лопастями*, у раздельных — *долями*, у расчлененных — *сегментами*. Перисторасчлененные листья с узкими параллельными сегментами называют *гребневидными*; листья перистораздельные или перисторасчлененные с треугольными долями или сегментами, имеющими расширенное основание, — *струговидными*; перистораздельные листья с крупной конечной долей и более мелкими боковыми долями — *лировидно-раздельными*.

Листья бывают *простые* и *сложные* (рис. 24). Простой лист имеет черешок и одну пластинку и отпадает целиком. Лист, состоящий из

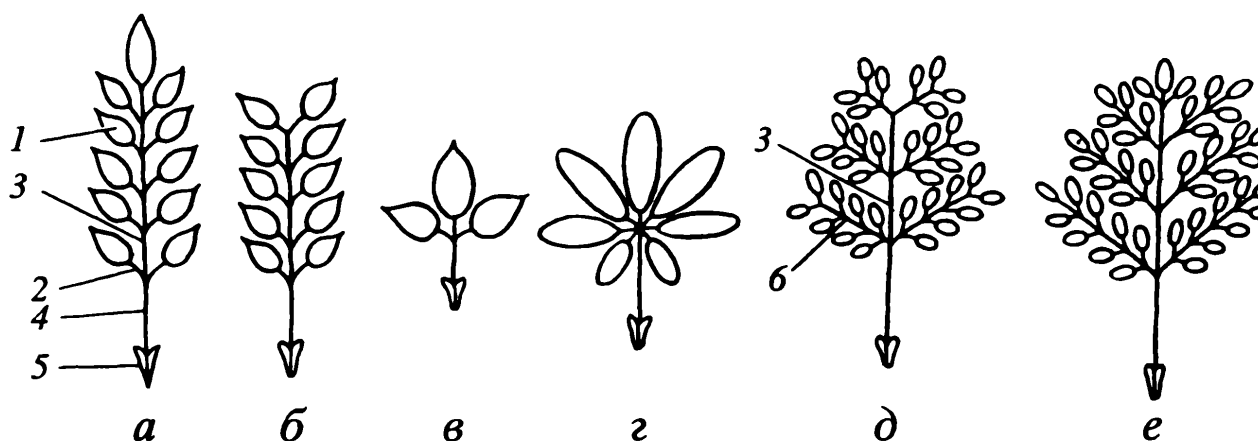


Рис. 24. Сложные листья

а — непарноперистосложный; *б* — парноперистосложный; *в* — тройчатосложный; *г* — пальчатосложный; *д* — дваждыперистосложный; *е* — дваждынепарноперистосложный. 1 — листочек; 2 — черешочек; 3 — рахис; 4 — черешок; 5 — прилистники; 6 — рахис первого порядка

нескольких листовых пластинок, каждая из которых имеет небольшой черешок, называемый черешочком, считается сложным. В сложном листе листовые пластинки обычно опадают независимо одна от другой. Листья могут быть *тройчато-*, *пальчато-* и *перистосложными*. Если общий черешок разветвлен, то образуются многократно сложные листья: дваждыперистосложные, триждыперистосложные и т.д.

В листовой пластинке имеется сильно разветвленная система проводящих пучков, называемых *жилками*, совокупность их определяет *жилкование* листа (рис. 25). Жилкование бывает *открытым* и *закрытым*. При открытом жилковании жилки оканчиваются возле краев листовой пластинки, не соединяясь между собой. По характеру ветвления жилок такое жилкование называется *дихотомическим*, или *веерным*. При закрытом жилковании жилки многократно соединяются между собой и образуют *сетчатое* жилкование. Сетчатое жилкование называют перистым, когда от средней жилки в стороны отходят боковые более тонкие многократно ветвящиеся жилки. При *пальчатом* жилковании в основании листовой пластинки лучеобразно расходятся более или менее одинаковые жилки. Двудольным растениям свойственно сетчатое жилкование, однодольным растениям — *параллельное* и *дуговидное* жилкование.

Видоизменение листа — колючки, усики, филлодии. Это видоизменения целого листа или его частей, причем некоторые из этих видоизменений (колючки, усики) могут быть побегового происхождения, что отмечено при рассмотрении метаморфоза побега.

Филлодий — метаморфизованный лист, у которого не развиваются листовые пластинки, а функцию фотосинтеза выполняет разрастающийся уплощенный черешок. Листовые колючки недолговечны. Для

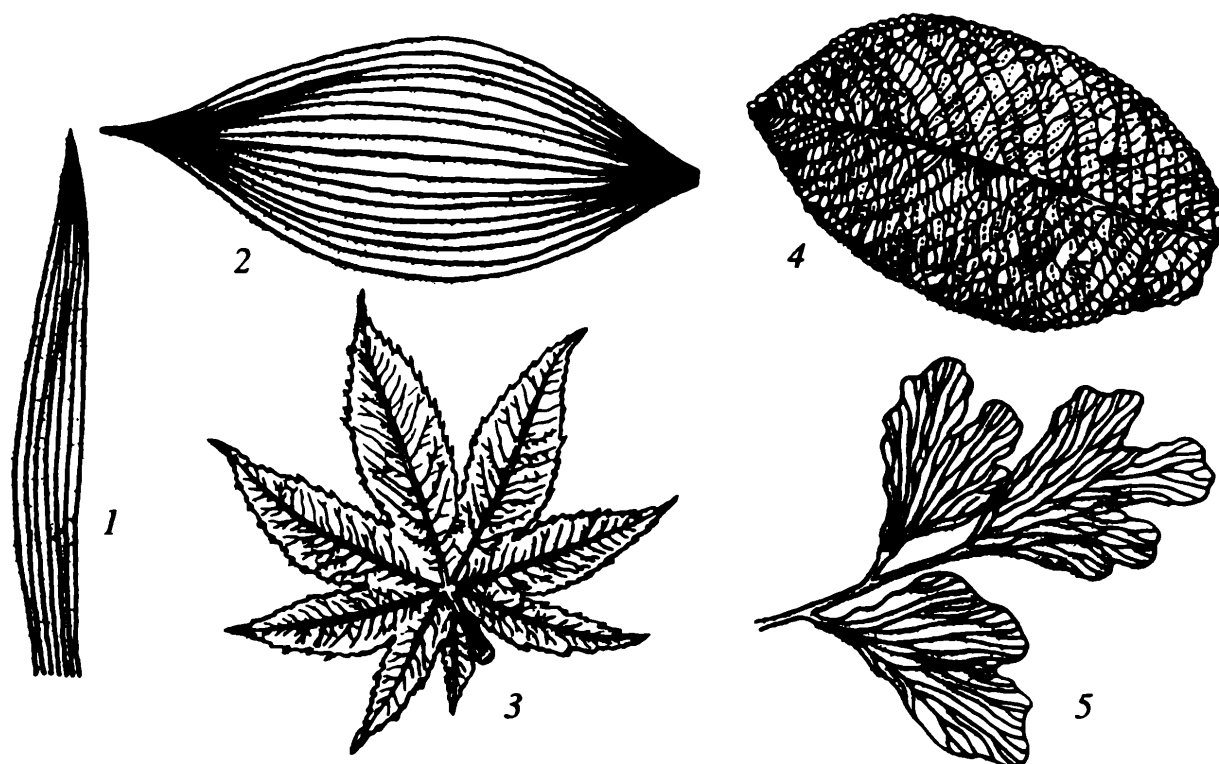


Рис. 25. Типы жилкования листьев

1 — параллельное; 2 — дуговидное; 3 — сетчатое с пальчатым расположением основных жилок; 4 — сетчатое с перистым расположением основных жилок; 5 — дихотомическое

определения происхождения усиков обращают внимание на их расположение на побеге.

Анатомия листа. В тканях листовой пластинки происходит процесс фотосинтеза. Лист осуществляет также испарение воды (транспирацию) и газообмен с окружающей средой.

В связи с основными функциями листа в нем хорошо развиты две ткани: *ассимиляционная*, в которой протекает процесс фотосинтеза, и *покровная*, регулирующая испарение воды и газообмен. В листе еще есть ткани, осуществляющие другие функции: *проводящие* ткани (функции подведения почвенных растворов и оттока продуктов ассимиляции) и *механическая* ткань, придающая листу прочность.

Расположение тканей в листе, степень их развития, структурные особенности их клеток сильно варьируют, что обусловлено как наследственными факторами, так и условиями обитания растений.

Обычно лист с верхней и нижней стороны покрыт однослойной эпидермой (рис. 26). Под верхней эпидермой расположен столбчатый, или палисадный, мезофилл, состоящий из одного ряда клеток. Эти клетки удлиненной формы, лежат очень плотно, в них содержится много хлоропластов, и фотосинтез в основном происходит в столбчатом мезофилле. Под столбчатым мезофиллом расположен губчатый. Клетки губчатой паренхимы неправильной формы, между ними образуется система крупных межклетников, заполненных воздухом. В

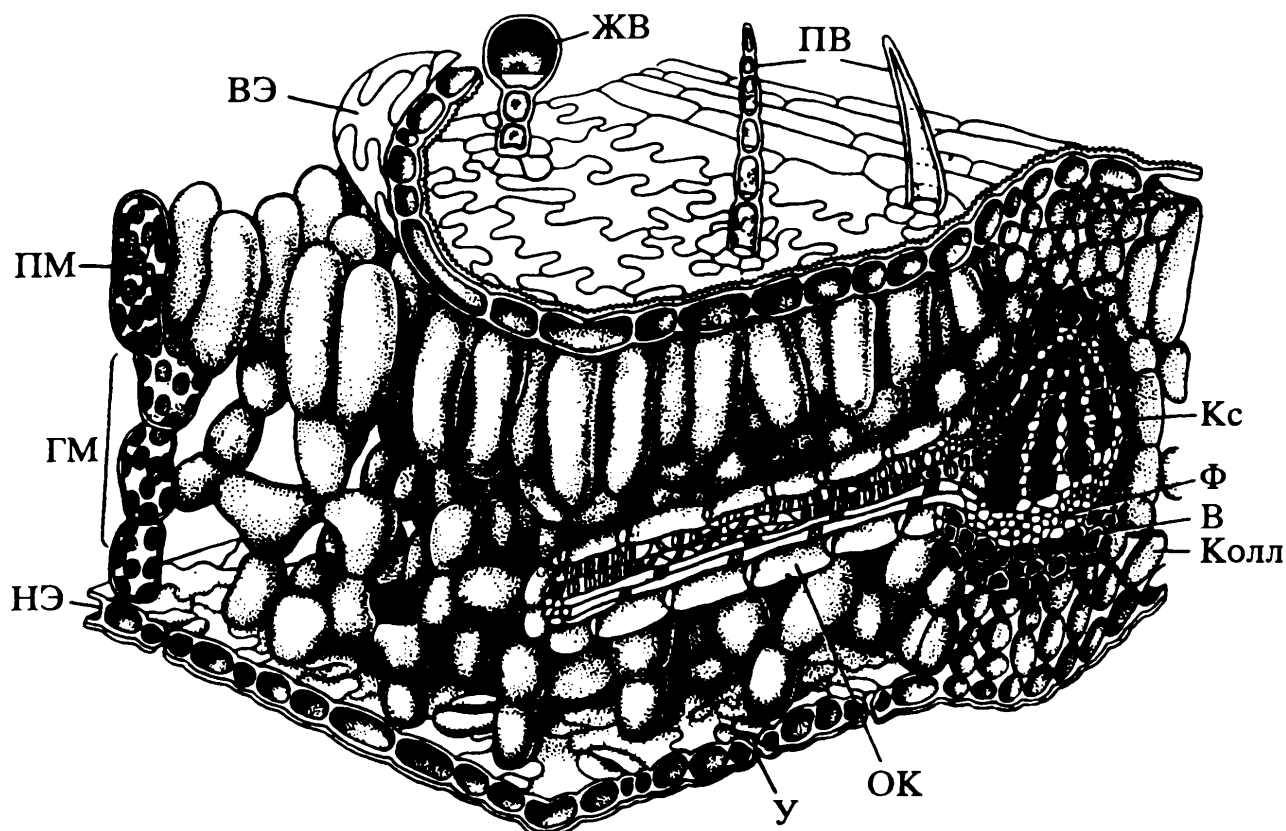


Рис. 26. Полусхематическое объемное изображение части листовой пластинки
В – волокна; ВЭ – верхняя эпидерма; ГМ – губчатый мезофилл; ЖВ – железистый волосок; ПВ – простой волосок; Колл – колленхима; Кс – ксилема; НЭ – нижняя эпидерма; ОК – обкладочные клетки пучка; ПМ – палисадный мезофилл; У – устьице; Ф – флоэма

клетках губчатой ткани содержится значительно меньше хлоропластов, чем в столбчатой. В некоторых паренхимных клетках губчатого мезофилла имеются друзы оксалата кальция и крупные механические опорные клетки – склереиды. За губчатым мезофиллом идет нижняя эпидерма с устьицами. От того, насколько широко открыты устьица, зависит газообмен – обмен кислородом, диоксидом углерода и другими газами, а также водяными парами между внутренней частью листа и окружающим лист воздухом. В состав проводящего пучка в листе, как и в других органах растений, входят ксилема, флоэма, склеренхима. В основном пучки разветвлены в одной плоскости. Они закрытые, коллатерального типа, причем ксилема в пучке обращена к верхней стороне листа, а флоэма – к нижней, что определяет смыкание с проводящими тканями стебля.

Стебель

Морфология стебля. Стебель представляет собой ось побега, состоящую из узлов и междоузлий. Рост стебля происходит за счет верхушечной и вставочной меристемы.

По направлению и способу роста стебли часто бывают *прямостоячими*, реже — *приподнимающимися*, *ползучими*, *лежачими*, или *стелющимися*. В узлах ползучих стеблей образуются придаточные корни, с помощью которых они закрепляются в почве.

Стебель обычно имеет более или менее цилиндрическую форму и в поперечном сечении бывает округлым, угловатым, многогранным, плоским и т.д.

Анатомия стебля. Основные функции стебля — это опорная, проведение воды и питательных веществ. *Дополнительными* функциями могут быть фотосинтез, обычно происходящий в молодых стеблях, и отложение запасных питательных веществ в многолетних стеблях.

Анатомическое строение стебля обусловлено его главными функциями. Для него характерно развитие *механической* и *проводящей тканей*. Кроме того, для стебля характерна *сложная система меристем* — *верхушечные*, *боковые* и *вставочные*, определяющие нарастание его в течение длительного времени и возникновение новых органов.

Стебель возникает из апикальной меристемы, из которой дифференцируются три слоя тканей: покровная, проводящая и основная. Сначала эти ткани представлены так называемой первичной меристемой (промеристемой), состоящей из протодермы, прокамбия и основной меристемы.

В зоне зачаточных листьев в результате дифференциации промеристемы закладываются пучки первичной образовательной ткани — прокамбия.

У двудольных растений на ранних стадиях развития имеются немногочисленные прокамбиальные тяжи. В стебле они окружают паренхимную сердцевину, нередко соединяются в трубчатый цилиндр и на поперечных срезах представлены кольцом. У многих однодольных растений в основании листового зачатка закладываются многочисленные прокамбиальные тяжи, в стебле они проникают на разную глубину, внутри стебля изгибаются и поэтому на поперечных срезах оказываются расположенными диффузно.

Первичные проводящие ткани развиваются из прокамбия. Первые элементы флоэмы дифференцируются из наружных, расположенных к периферии клеток прокамбия. Первичная флоэма состоит из тонкостенных недолговечных удлинённых клеток и носит название *протофлоэмы*, а наружные клетки ее могут быть представлены механическими волокнами.

Первичные элементы ксилемы — трахеиды, реже сосуды с кольчатыми и спиральными утолщениями стенок — возникают позже из внутренних клеток прокамбия и определяются в целом как протоксилема. В ее состав помимо проводящих элементов входят паренхимные клетки.

Позже внутрь от протофлоэмы дифференцируется метафлоэма, имеющая более или менее типичное для флоэмы строение. Наружу от протоксилемы формируется метаксилема, состоящая из трахеид и трахей с более утолщенными одревесневшими стенками.

Таким образом, за счет деятельности прокамбия и остальной меристемы апекса возникает первичное строение стебля. У однодольных растений весь прокамбий дифференцируется в элементы первичных проводящих тканей. Стебли однодольных, особенно травянистых злаков, по сравнению со стеблями двудольных растений имеют более простое строение, для них характерно в основном первичное строение.

У двудольных растений в средней части прокамбиального тяжа возникает камбий и начинается образование вторичных проводящих тканей (метафлоэмы и метаксилемы), объем которых увеличивается за счет деления клеток камбия.

Пучки, состоящие только из первичных тканей, как у однодольных, закрытые; пучки с камбием, характерные для двудольных, — открытые.

Анатомия стеблей травянистых однодольных растений. Для стебля однодольных растений характерно диффузное распределение проводящих пучков. Проводящие пучки закрытые, коллатеральные, реже концентрические. Из механических тканей наиболее развита склеренхима, колленхима встречается у немногих растений. Вторичного утолщения у травянистых однодольных нет.

Первичное строение стебля однодольных можно рассмотреть на примере кукурузы (рис. 27). С поверхности стебель покрыт однослойной эпидермой со слоем кутикулы. Под эпидермой расположен слой паренхимы в виде сплошного кольца. Клетки паренхимы непосредственно под эпидермой склерифицированы, к центру крупные, тонкостенные. В молодых стеблях под эпидермой размещается хлорофиллоносная паренхима. С возрастом утолщается склерифицированное кольцо, стенки клеток древеснеют и образуется резкая граница между этими клетками и клетками обычной паренхимы.

Клетки паренхимы крупные, с тонкими стенками, между ними — межклетники. К концу вегетации большая часть клеток паренхимы заполняется воздухом, сердцевина становится белой, мягкой. В паренхимной ткани беспорядочно разбросаны закрытые сосудисто-волокнистые пучки коллатерального типа (рис. 28).

На поперечных срезах флоэма имеет вид сеточки, крупные ячейки ее соответствуют поперечному сечению ситовидных трубок. В узлах сеточки расположены мелкие квадратные или прямоугольные сопровождающие клетки. Во взрослых стеблях функционирует только метафлоэма. Протофлоэма, занимающая в пучке периферическое

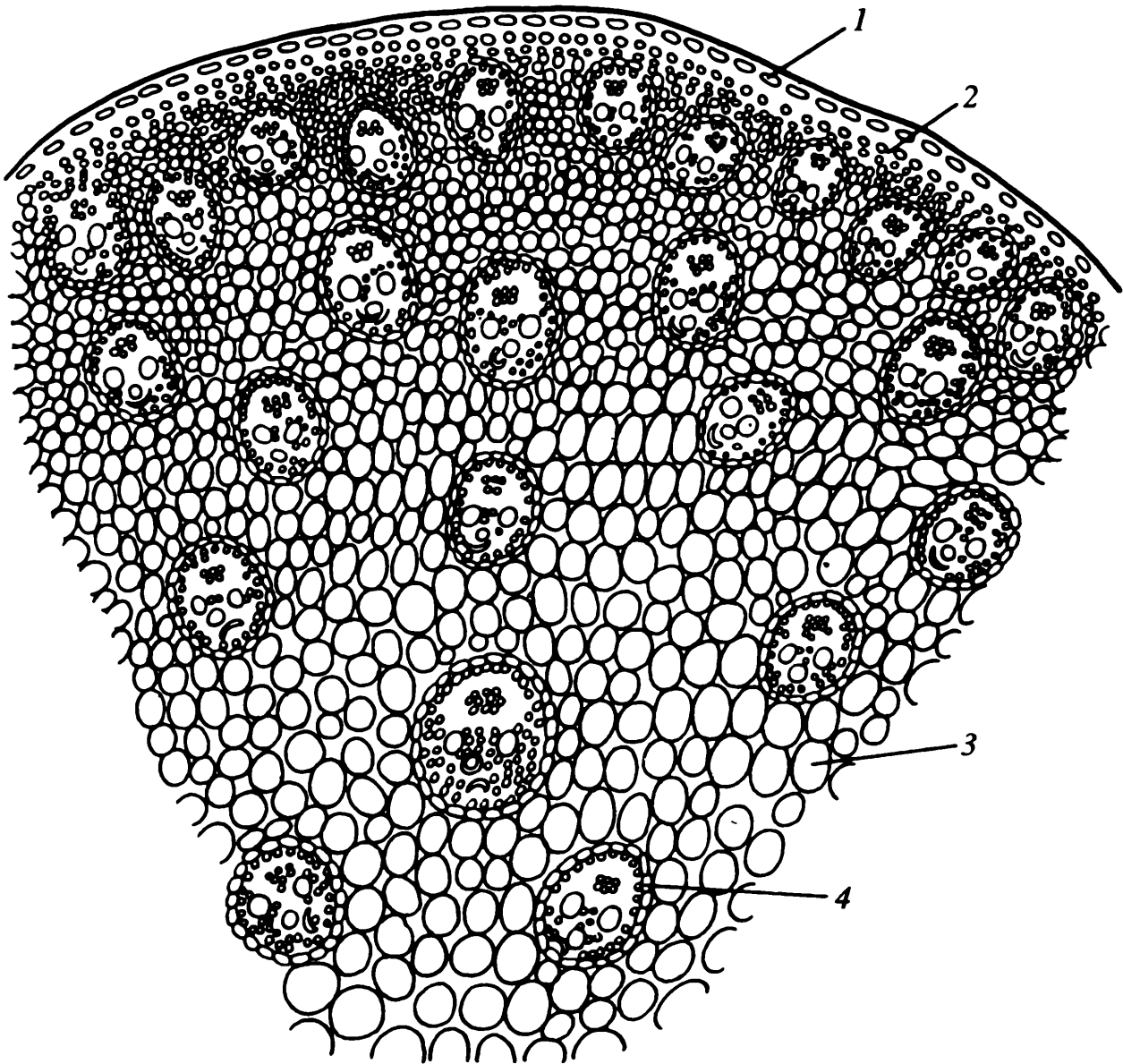


Рис. 27. Поперечный разрез стебля кукурузы

1 – эпидермис; 2 – склерифицированная паренхима; 3 – основная паренхима; 4 – проводящий пучок

положение, обычно деформирована. Ксилема представлена тремя–пятью сосудами. Внутри от метафлоэмы находятся два очень крупных пористых сосуда метаксилемы, соединенных механическими элементами. Между сосудами метаксилемы расположены узкопросветные сосуды протоксилемы с кольчатыми и спиральными утолщениями оболочек. При развитии пучка некоторые элементы протоксилемы разрушаются и на их месте возникает водоносная полость, ограниченная паренхимными клетками.

Анатомия стеблей травянистых двудольных растений. Проводящие ткани в стеблях двудольных растений расположены кольцом вокруг сердцевины. Центральный цилиндр может иметь пучковое и непучковое строение. Проводящие пучки коллатеральные или биколлатеральные, открытые. Наличие камбия обуславливает вторичное утолщение

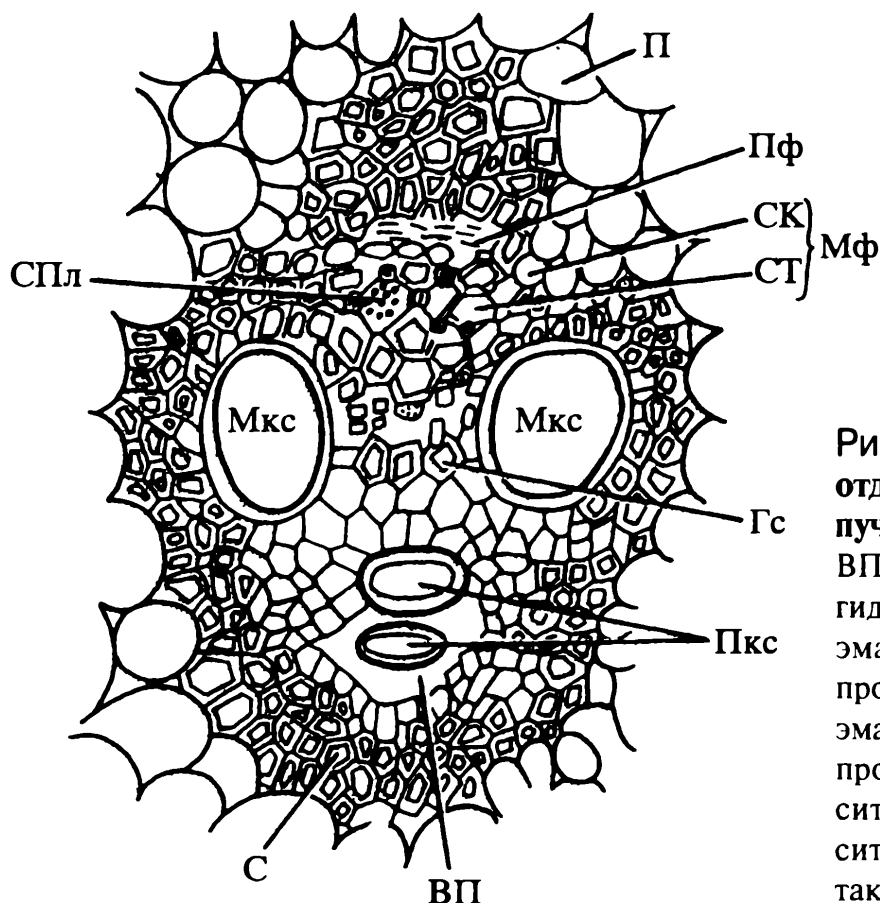


Рис. 28. Поперечный разрез отдельного сформированного пучка в стебле кукурузы

ВП — воздушная полость; Гс — гидростериды; Мф — метафлоэма; П — паренхима; Пкс — протоксилема; Пф — протофлоэма; С — склеренхима; СК — сопровождающие клетки; СПл — ситовидная пластинка; СТ — ситовидная трубка; Мкс — метаксилема

стеблей. Пучки разделены сердцевинными лучами, состоящими из паренхимы и соединяющими сердцевину с перикцилом или с первичной корой. Механические ткани расположены по периферии, при этом склеренхима входит в состав перикцила, колленхима — в состав первичной коры.

В анатомическом строении двудольных и голосеменных растений различают *первичную* и *вторичную* структуры. Первичная структура формируется в результате дифференциации апикальной меристемы, вторичная структура начинается с момента деятельности камбия.

Первичное строение у двудольных растений выражено в очень ранние фазы развития стебля. В результате деятельности камбия оно быстро переходит во вторичное строение стебля. Вторичное строение стебля может быть трех типов: пучковое, переходное и непучковое.

Пучковое строение характерно для растений, прокамбий которых закладывается отдельными пучками. Первичное строение у них пучковое. Позже из прокамбия возникает пучковый камбий, образующий в пучках элементы вторичной флоэмы и вторичной ксилемы. Клетки основной паренхимы, расположенные между проводящими пучками, дают начало межпучковому камбию, который дифференцируется в паренхиму сердцевинных лучей. Таким образом, пучковый и межпучковый камбий соединяются и образуют сплошное камбиальное кольцо, но пучковое строение сохраняется.

Проводящие пучки в стеблях двудольных растений в отличие от однодольных располагаются по кругу в один ряд. У некоторых растений межпучковый камбий бывает выражен слабо, в связи с этим вторичное пучковое строение не всегда четко отличается от первичного.

Переходное строение бывает у растений, стебель которых в первичном строении имеет также пучковое строение, но вторичную флоэму и ксилему формирует не только пучковый, но и межпучковый камбий. При этом появляются новые проводящие пучки, занимающие место между первыми. Постепенно происходит смыкание пучков и образование сплошного кольца флоэмы, камбия и ксилемы. Такое строение имеют многие двудольные травянистые растения.

Рассмотрим анатомию стебля подсолнечника (рис. 29). С поверхности стебель покрыт эпидермой. Под эпидермой расположена первичная кора, затем – центральный осевой цилиндр.

Первичная кора состоит из разных элементов. Непосредственно под эпидермой расположена пластинчатая колленхима, в клетках которой имеются хлоропласты, затем идет тонкостенная паренхима и число хлоропластов уменьшается; между колленхимой и паренхимой переход не резкий. У некоторых растений вместо колленхимы располагаются прослойки склеренхимы. Внутренний слой первичной коры называется эндодермой (или крахмалоносным влагалищем).

Один или несколько слоев паренхимных клеток, расположенных между эндодермой и осевым цилиндром, составляют перицикл, клетки которого способны к возобновлению меристематической деятельности.

К центру от перицикла в основной паренхиме размещены по кругу проводящие пучки коллатерального типа. Эти пучки возникают из прокамбиальных тяжей, закладываемых апикальной меристемой. Вторичное утолщение стебля подсолнечника происходит в результате деятельности первичной и вторичной меристемы. Первичная меристема сохраняется в виде узких участков пучкового камбия, между флоэмой и ксилемой. Паренхимные клетки сердцевинных лучей между пучками под воздействием пучкового камбия из постоянных превращаются в делящиеся, что приводит к образованию вторичной меристемы, или межпучкового камбия. Пучковая и межпучковая меристемы соединяются и образуют сплошное камбиальное кольцо. Межпучковый камбий помимо формирования новых паренхимных клеток может образовывать новые пучки вторичного происхождения. В результате разрастания старых и новых пучков сердцевинные лучи сжимаются, а ксилема и флоэма пучков сливаются, что приводит к формированию непучкового строения.

Непучковое строение возникает из сплошного прокамбиального цилиндра, закладываемого под конусом нарастания. Прокамбиальный

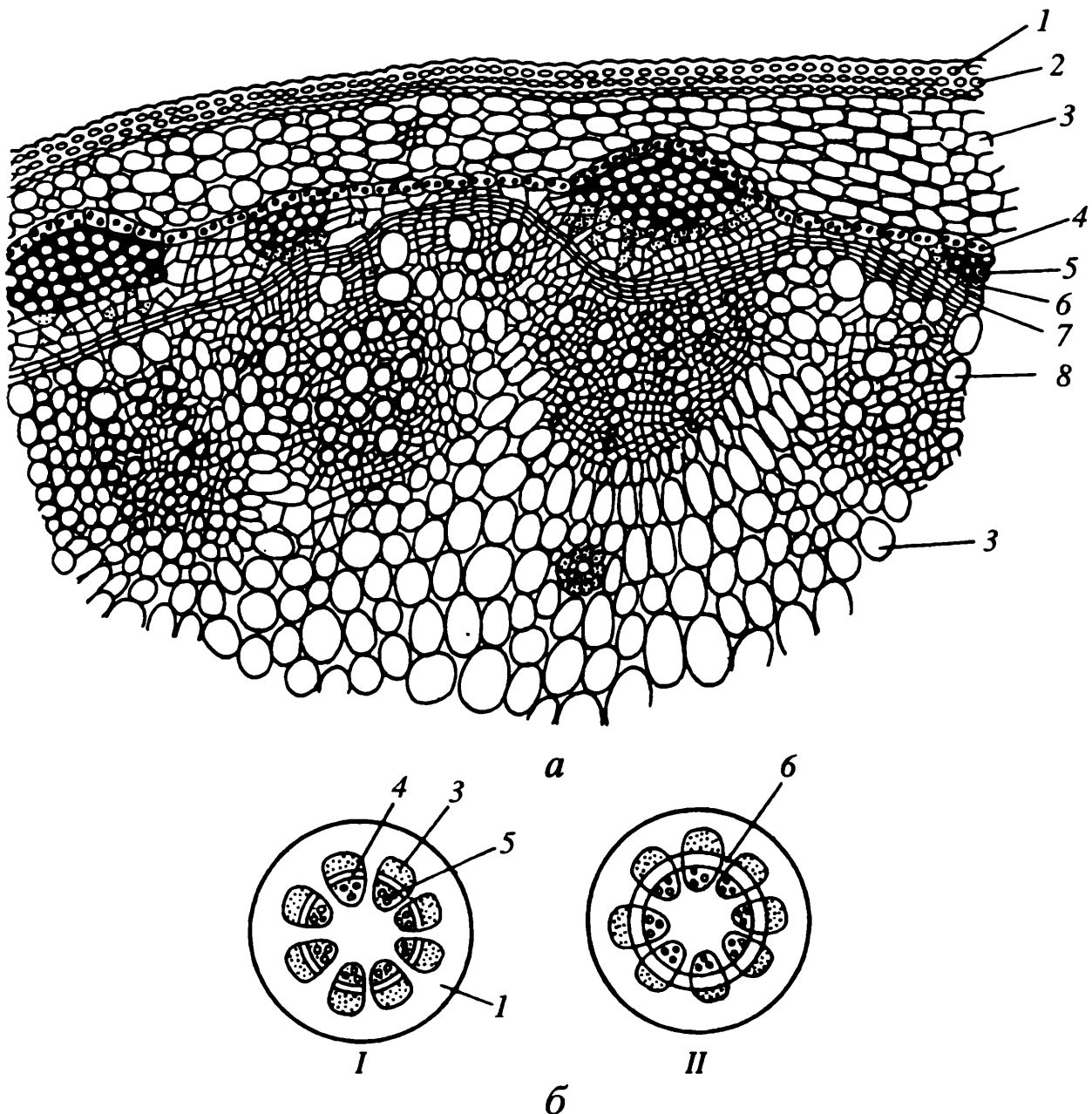


Рис. 29. Строение стебля подсолнечника

a — часть поперечного среза: 1 — эпидермис; 2 — колленхима; 3 — основная паренхима; 4 — крахмалоносный слой (эндодерма); 5 — склеренхима; 6 — флоэма; 7 — камбий; 8 — ксилема; *б* — образование общего камбиального кольца (схема поперечного среза): I — первичное строение; II — образование кольца камбия, 1 — кора; 2 — сердцевина; 3 — первичная флоэма; 4 — пучковый камбий; 5 — первичная ксилема; 6 — межпучковый камбий

цилиндр откладывает элементы протоксилемы и метаксилемы внутрь стебля. В дальнейшем он работает как камбиальное кольцо. Непучковое строение свойственно многим древесным двудольным растениям, изредка травянистым. Таким образом, независимо от того, какова была первичная структура стебля растений, в результате вторичных изменений у них может образоваться одинаковая структура: общее камбиальное кольцо, внутри от него — ксилема, кнаружи — флоэма. Так формируется вторичная структура у большинства травянистых растений, у хвойных и многих древесных двудольных.

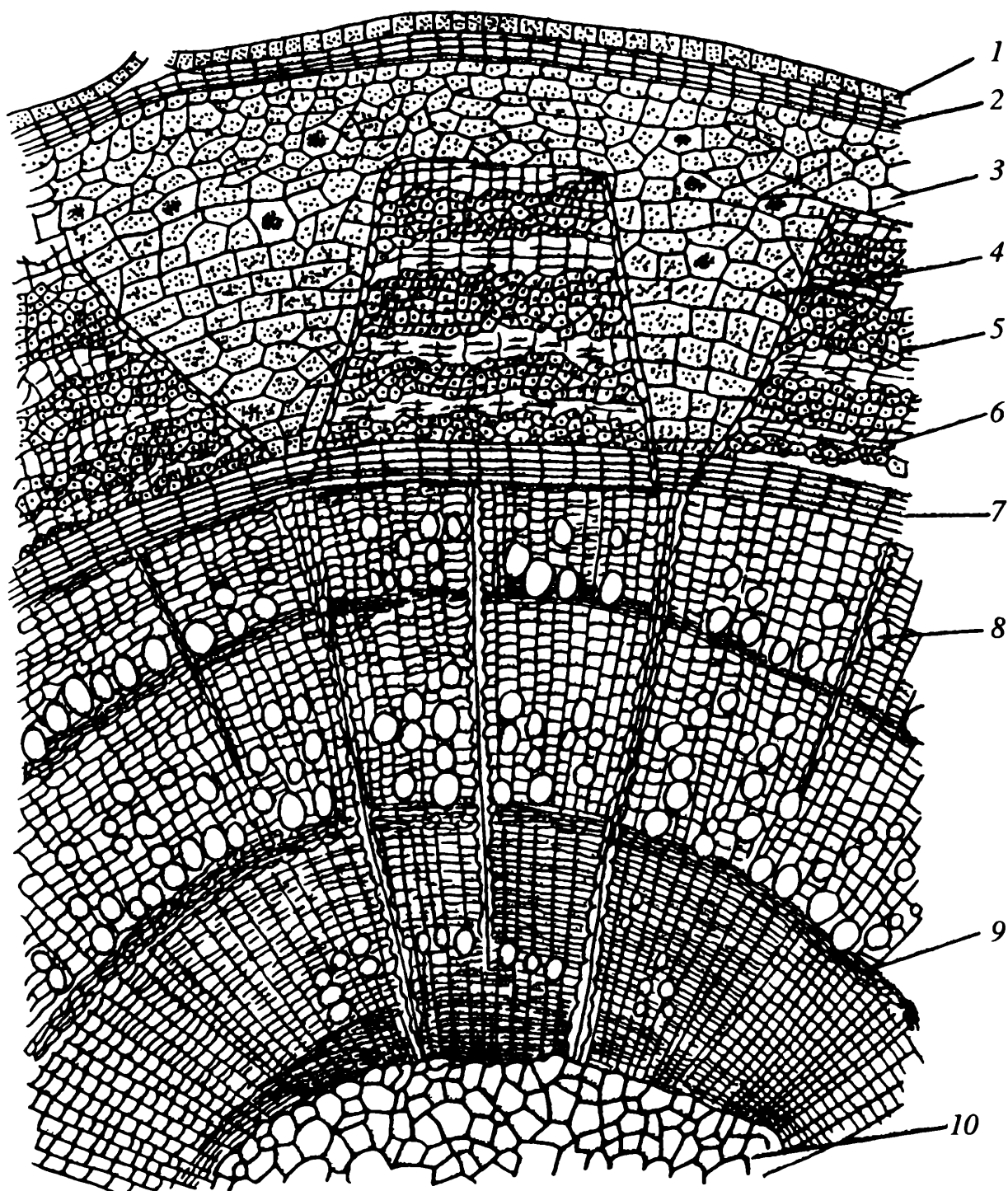


Рис. 30. Строение стебля липы (часть поперечного разреза)

1 – эпидермис; 2 – пробка; 3 – паренхима коры; 4 – сердцевинный луч; 5 – лубяные волокна; 6 – флоэма; 7 – камбий; 8 – весенняя древесина; 9 – осенняя древесина; 10 – сердцевина

У большинства древесных растений (например, у липы) сплошное камбиальное кольцо образуется в самом начале формирования стебля (рис. 30).

Анатомия многолетних стеблей древесных растений. Однолетние стебли древесных растений, как и стебли травянистых растений, сходны по анатомической структуре: они имеют непучковое строение проводящей системы. Отличительная черта их – это *активная*

деятельность камбия и раннее формирование вторичной покровной ткани — пробки.

Деятельность камбия приводит к образованию в стебле различных элементов вторичного происхождения, при этом первичные элементы постепенно исчезают. Камбий формирует элементы ксилемы и флоэмы с неодинаковой быстротой: на одну клетку флоэмы камбий отделяет несколько клеток ксилемы. В результате ксилема нарастает гораздо быстрее, чем флоэма, и на долю ксилемы приходится почти вся масса ствола и ветвей, а флоэма составляет сравнительно тонкий слой коры.

Клетки камбия делятся в основном тангентально, и это определяет расположение клеток правильными рядами по радиусу. При нарастании ксилемы камбий отодвигается к периферии и его окружность увеличивается за счет радиального деления его клеток.

При вторичном утолщении все, что откладывается камбием внутрь ствола, составляет вторичную ксилему с сердцевинными паренхимными лучами, а наружу, к периферии ствола, вторичную кору — луб (вторичную флоэму) с сердцевинными лучами.

Сердцевинные лучи состоят из крупных паренхимных живых клеток прямоугольной формы. По происхождению они бывают первичными и вторичными. Первичные лучи длиннее вторичных, они тянутся от первичной коры до сердцевины. Лучи выполняют функцию проведения воды и органических веществ в горизонтальном направлении.

Механическая ткань в ксилеме (древесине) состоит из узких толстостенных и одревесневших клеток, совокупность которых определяется как либриформ. У хвойных деревьев либриформ отсутствует.

Проводящая система ксилемы состоит из сосудов и трахеид. У хвойных растений функцию проведения выполняют только трахеиды, у лиственных древесных растений — сосуды и трахеиды. В результате периодической деятельности камбия в ксилеме (древесине) возникают *годовые кольца*. Весной, когда много воды и питательных веществ, камбий образует крупные элементы древесины с большим просветом и тонкими стенками. К концу вегетационного периода деятельность камбия затухает и в древесине преобладают механические элементы и узкие сосуды.

Вторичная кора также состоит из трех типов тканей: основной, механической и проводящей.

Основная ткань представлена флоэмной (лубяной) паренхимой, лубяными волокнами и флоэмными сердцевинными лучами. Флоэмная паренхима — это рыхлая ткань с межклетниками. В ее клетках содержатся запасные вещества и растворимые соединения.

Флоэмные сердцевинные лучи идут кнаружи от камбия, стенки их клеток не одревесневают. В периферийной части лучи сильно расширены. Механическая ткань вторичной коры называется вторичной

склеренхимой, которая представлена лубяными волокнами (твердый луб). Проводящая ткань — это ситовидные трубки с клетками-спутниками (мягкий луб).

В результате активной деятельности камбия происходит утолщение стебля. Под давлением изнутри эпидерма разрывается и в этих местах под эпидермой формируется пробковый камбий — феллоген. Клетки феллогена делятся и снаружы откладываются клетки пробки (феллемы), а внутри — клетки феллодермы. Эти три слоя — феллема, феллоген и феллодерма — образуют вторичную покровную ткань — перидерму (пробку).

Вопросы по теме «Побег, лист, стебель»:

1. Определение побега. Метамерность побега.
2. Типы ветвления побега.
3. Метаморфозы побега.
4. Лист и его функции.
5. Основные типы листорасположения.
6. Простые и сложные листья.
7. Основные параметры характеристики листа.
8. Видоизменения листа.
9. Анатомия листовой пластинки.
10. Морфология и анатомия стебля.
11. Анатомия стеблей травянистых однодольных растений.
12. Анатомия стеблей травянистых двудольных растений.
13. Что такое пучковое строение стебля?
14. Что такое непучковое строение стебля?
15. Анатомия многолетних стеблей древесных растений.

Глава 3

СИСТЕМАТИКА РАСТЕНИЙ

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Систематика изучает многообразие организмов. Ее основная задача — классификация этого многообразия.

Высшая таксономическая категория в систематике — «царство» (Regnum). Современные систематики выделяют от четырех до шести царств.

Царство прокариоты включает бактерии, а также синезеленые водоросли и лучистые грибки (цианобактерии и актинобактерии).

Царство грибы содержит в себе гетеротрофные неподвижные, большей частью нитчатые организмы.

Царство растения состоит из фотосинтезирующих эукариот (по мнению других систематиков, должно включать только высшие растения).

Царство животные — организмы, клетки которых лишены твердой оболочки, не содержат пластид и фотосинтетических пигментов.

По традиции организмы, входящие в царства прокариоты и грибы, рассматриваются здесь вместе с царством растения в качестве ботанических объектов.

Задача систематики — каталогизация фактов, а также создание такой системы, которая отражала бы эволюционные взаимоотношения между организмами, являлась бы выражением эволюционной теории.

Основа классификационной системы — иерархически соподчиненные друг другу систематические категории, или единицы, называемые таксонами разного ранга.

Основная систематическая (таксономическая) категория, используемая в биологической систематике — вид. Специфика каждого вида выражена морфологически и служит выражением его генетических особенностей. Каждый вид принадлежит к определенному роду (*genus*), род — к семейству (*familia*), семейство — к порядку (*ordo*), порядок — к классу (*classis*), класс — к отделу (*divisio*), отдел — к царству (*regnum*). Таким образом, каждое растение принадлежит к ряду последовательно соподчиненных таксонов.

В науке принято, что видовое название растения является двойным (бинарным); в него входят название рода и видовой эпитет. Например, лютик ползучий (*Ranunculus repens*). Каждый род (в том числе лютик) содержит определенное количество видов, отличающихся друг от друга своей морфологией, биохимией, экологией, ролью в растительном покрове и другими свойствами. Таким образом, указание только рода недостаточно.

Бинарные латинские названия растений общеприняты и понятны специалистам разных стран. В научных публикациях следует пользоваться международной номенклатурой, а не местными названиями растений. Бинарная система названий берет начало от Карла Линнея, который в 1753 г. опубликовал свой труд «*Species plantarum*» («Виды растений»). Положение вышеназванного вида (лютик ползучий) в современной классификационной системе таково:

Царство *Plantae* — растения.

Отдел *Angiospermae*, или *Magnoliophyta*, — цветковые растения, или покрытосеменные.

Класс *Dicotyledones* — двудольные.

Порядок *Ranales* — лютикоцветные.

Семейство *Ranunculaceae* — лютиковые.

Род *Ranunculus* — лютик.

Вид *Ranunculus repens* — лютик ползучий.

Видовое название необходимо сопровождать фамилией автора, который описал вид и ввел его в научный обиход: *Ranunculus repens* L. (L. — сокращение от Linnaeus).

Существуют правила образования названий для различных таксономических категорий, что дает возможность различать их ранг. Так, многочисленные названия *отделов* имеют окончания *-phyta*. Например, отдел *цветковые растения* называется *Magnoliophyta*, отдел *зеленые водоросли* — *Chlorophyta* и т.д. Название таксонов ранга порядок имеет окончание *-ales*. Например, порядок *лютикоцветные* — *Ranales*, порядок *злакоцветные* — *Poales* и др. Название семейств имеет окончание *-ceae*. Например, семейство *розоцветные* — *Rosaceae*, семейство *бобовые* — *Fabaceae* и т.д. Такой способ названий таксонов принят мировым научным сообществом и соответствует правилам «Международного кодекса ботанической номенклатуры».

Каждый *таксон* обладает своими морфологическими, анатомическими, физиолого-биохимическими, экологическими и другими характеристиками, а также различными способами и особенностями процессов размножения. Соответственно этому для характеристики отдельных таксонов используются различные признаки, в том числе и *способы размножения*.

Размножение растений происходит несколькими способами. *Бесполое размножение* осуществляется без участия половых клеток. При бесполом размножении спорами в особых органах растения, получивших название *спорангия* или *зооспорангия* (рис. 31), после редукционного деления (мейоза) возникают одноклеточные образования — споры или зооспоры. Зооспора отличается от споры подвижностью (она имеет жгутики) и свойственна водорослям и некоторым грибам, размножающимся в воде. Спорами размножается большинство так называемых низших растений (водоросли, грибы), а из высших — моховидные, плауновидные, хвощевидные и папоротниковидные, которые и называются высшими *споровыми* растениями в отличие от *семенных* (голосеменных и покрытосеменных), размножающихся и расселяющихся с помощью семян.

Размножение, которое проявляется в способности растения восстанавливать весь организм из какой-либо его части, например из отрезка побега, корня, из листа, при делении одноклеточных водорослей и т.д. — это *вегетативное размножение*.

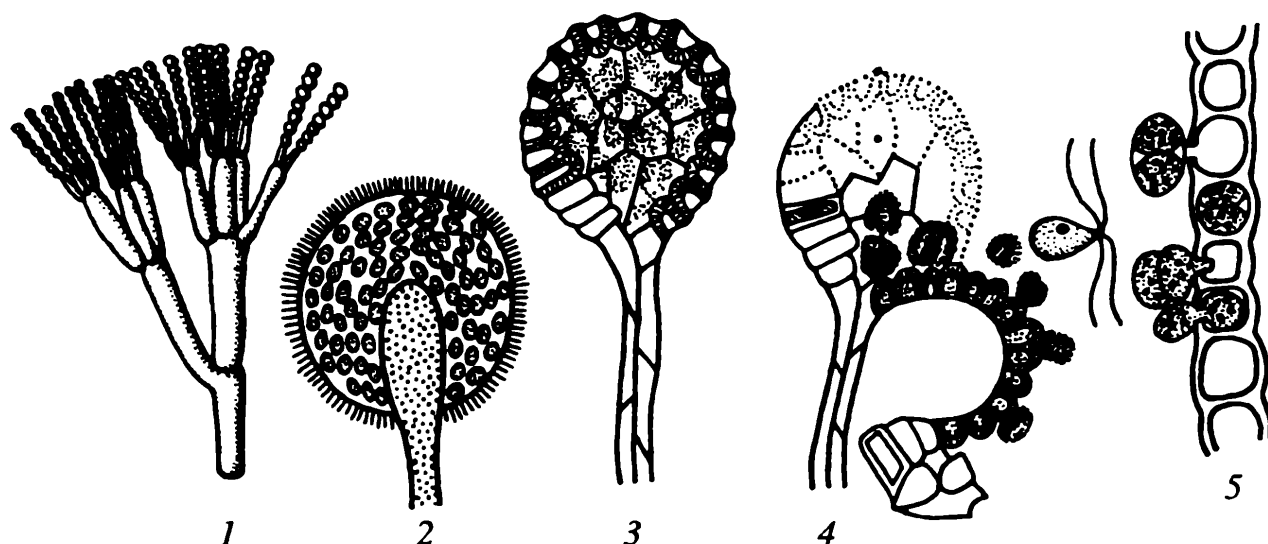


Рис. 31. Спороношение у растений

1 — конидии гриба пеницилла; 2 — одноклеточный спорангий гриба мукора; 3 — многоклеточный спорангий папоротника; 4 — споры папоротника, выпадающие из вскрывшегося спорангия; 5 — зооспорангии и зооспоры водоросли

Вегетативное размножение широко распространено у многих дикорастущих растений. В сельском хозяйстве широко используется способность растений размножаться с помощью поросли, луковиц, клубней, корневищ, отводков и др.

Половое размножение заключается в том, что каждый вид растения образует на определенном этапе развития половые клетки (*гаметы*), мужские и женские, в результате слияния которых образуется *зигота*, дающая при своем прорастании начало новому организму.

У растений бывают различные типы гамет, что определяет и различные типы полового процесса. В простейшем случае у некоторых одноклеточных водорослей, лишенных твердой оболочки, могут сливаться не специализированные гаметы, а целые одноклеточные организмы, выступающие как гаметы. Такой половой процесс носит название *хологамии*. У большинства растений гаметы формируются в особых органах — *гаметангиях*. Здесь из материнских клеток путем деления возникают гаметы, морфологически обычно сходные между собой. Как и зооспоры, они снабжены жгутиками и очень подвижны.

Если гаметы морфологически сходны между собой (физиологически они могут быть разнокачественны), то они называются *изогаметами*, а половой процесс — *изогамией* (рис. 32).

У некоторых водорослей и грибов гаметы отличаются друг от друга величиной. Одна из них, женская гамета, обыкновенно крупнее и по мере увеличения объема становится менее подвижной, чем другая, мужская. Слияние таких различных по размерам гамет называется *гетерогамией*.

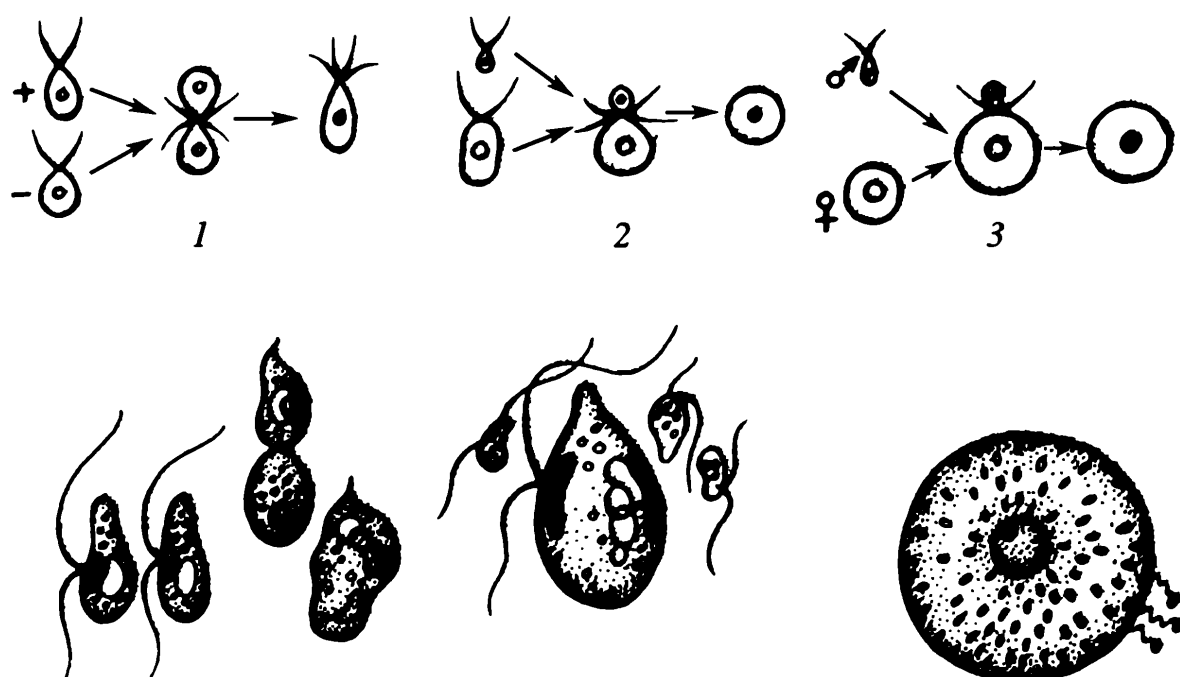


Рис. 32. Типы полового процесса

1 — изогамия; 2 — гетерогамия; 3 — оогамия. Верхний ряд — схема, нижний ряд — те же типы у разных видов водорослей

У многих низших и у всех высших растений наблюдается *оогамия*, при которой женские гаметы довольно большие и неподвижные, а мужские — мелкие и очень подвижные. Женская гамета называется *яйцеклеткой*. Она не имеет жгутиков. Гаметангий у низших растений, в котором образуется яйцеклетка, одноклеточный и называется *оогонием*, а у высших растений — *архегонием*. Мужские гаметы имеют жгутики и носят название *сперматозоидов*. Гаметангии у низших и высших растений, в которых образуются сперматозоиды, называются *антеридиями*. У большинства семенных растений мужские гаметы в процессе эволюции утратили жгутики и получили специальное название — *спермии*.

У большинства видов растений существуют все три способа размножения: вегетативное, бесполое и половое, причем у высших и многих низших растений бесполое и половое размножение идут друг за другом с правильной последовательностью; происходит чередование поколений, при котором на одном поколении (бесполом) — *спорофите* — образуются *споры*, а на другом (половом) — *гаметофите* — *гаметы*.

Перед образованием спор происходит редукция числа хромосом в ядре и споры всегда гаплоидны. Из таких спор вырастают гаплоидные растения. На гаметофите образуются гаметангии. При образовании гамет редукции не происходит и гаметы возникают путем митоза. При половом процессе две разнополые гаметы сливаются и формируется диплоидная зигота ($2n$), из которой вырастает бесполое поколение (спорофит). Все клетки его диплоидны, он называется *диплобионтом*;

развитие его заканчивается образованием спор. Таким образом, чередование поколений сопровождается сменой ядерных фаз.

Все виды в зависимости от организации их вегетативного тела делят на две большие условные группы: *низшие* и *высшие растения*. У низших растений (бактерии, водоросли, грибы, лишайники) тело не расчленено на листостебельные побеги и корни, а представлено слоевищем, или талломом, и не имеет сложного строения. У наиболее примитивных форм тело состоит всего из одной клетки.

У высших растений (мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные и покрытосеменные растения) тело расчленено на вегетативные органы, построенные из различных тканей.

В раздел систематики растений нами включены низшие и высшие растения. Из низших растений рассматриваются прокариотные организмы — бактерии и синезеленые водоросли (цианобактерии); из эукариот — некоторые отделы водорослей (диатомовые, бурые, красные и зеленые), грибы и лишайники (симбиотические организмы, в состав которых входят водоросль и гриб). Из высших растений рассматриваются споровые (отделы: моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные) и семенные (отделы: голосеменные и покрытосеменные растения).

В основу предлагаемого учебного пособия положена современная классификация А.Л. Тахтаджяна.

Вопросы по теме «Введение в систематику растений»:

1. Основные царства организмов.
2. Таксономические категории царства растений.
3. Основные способы размножения растений.
4. Половой процесс и основные типы гамет.
5. Половое размножение. Чередование бесполого (спорофита) и полового (гаметофита) поколения.
6. Высшие и низшие растения и их особенности.

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Отдел бактерии – *Bacteriophyta*

Бактерий насчитывается около 3 тыс. видов. Это прокариотные организмы, преимущественно одноклеточные, иногда нитчатые. Обычно они не окрашены и не имеют типичного клеточного ядра. Бактерии размножаются вегетативно поперечным делением клетки, реже — спорами. Размеры бактерий от 0,1–0,5 мкм до несколь-

ких десятков микрометров. В бактериальной клетке нет покрытых мембранами органелл.

Аналогом ядра в бактериальной клетке служит «ядерный эквивалент» — нуклеопротеид. Ядерное вещество (ДНК) локализовано в центральной части клетки в одном или нескольких местах. Оно не организовано в хромосомы и не окружено мембраной.

При сравнительно простых морфологических признаках бактерии отличаются многообразием форм. Они осуществляют в природе разнообразные превращения веществ.

В зависимости от формы клетки бактерии носят разные названия: шаровидные — *кокки*, палочковидные прямые — *бациллы*, имеющие форму запятой — *вибрионы*, спирально изогнутые палочки — *спириллы*. Кокки, располагающиеся попарно, называют *диплококками*, располагающиеся цепочкой — *стрептококками*, собранные в гроздья — *стафилококками*.

Клетки бактерий имеют плотную оболочку, в ее состав входят аминосакхара и аминокислоты. Поверх клеточной стенки многих бактерий образуются слизистые капсулы, в составе которых имеются гидратированные полисахариды.

Цитоплазма молодых клеток бактерий гомогенна, у старых она сильно гранулирована, имеются небольшие вакуоли. Гранулы часто представляют собой запасные продукты: жир, гликоген, волютин, крахмал и др.

Многие бактерии имеют жгутики, с помощью которых они способны к активному движению.

Размножаются бактерии простым делением. У некоторых бактерий (многие палочковидные и немногие шаровидные) известны эндогенные споры, образующиеся внутри клеток, и микроцисты, образующиеся из целой клетки. Споры обеспечивают возможность переносить неблагоприятные условия.

У некоторых бактерий известен половой процесс. Он состоит в прямом контакте двух клеток, когда генетический материал (ДНК) одной клетки, выполняющей мужские функции, передается по специальному выросту (копуляционному каналу) в другую клетку, имеющую женскую потенцию. Этот процесс носит название *копуляции*.

Бактерии чрезвычайно широко распространены в природе. Они живут в воздухе, воде, почве. Так, в 1 г черноземных почв находится 5–6 млрд бактерий, в 1 г подзолистых почв — около 2 млрд, в 1 г песка — около 0,5 млрд. Общая масса бактериальных клеток на Земле превышает массу всех других живых организмов.

По характеру питания бактерии бывают автотрофными и гетеротрофными. Автотрофных бактерий немного, они синтезируют органические вещества из неорганических путем фотосинтеза (зеленые и

пурпурные бактерии) и хемосинтеза (например, нитрифицирующие бактерии и железобактерии).

Подавляющее большинство бактерий – *сапротрофы*. Это типичные редуценты, разрушающие в природе мертвый органический материал и тем самым принимающие непосредственное участие в круговороте углерода. Основная часть углекислого газа в биосфере образуется в результате разложения бактериями органического вещества растительного происхождения. Бактерии участвуют также в круговороте химических элементов (например, железа, серы, азота, фосфора и др.), в процессах почвообразования, в биосинтезе гуминовых веществ, в биологическом выветривании горных пород и минералов. Важнейшую экологическую роль в природе играют азотфиксирующие бактерии, способные усваивать свободный азот из атмосферы.

Многие гетеротрофные бактерии вызывают различные виды брожения (молочнокислое, маслянокислое, уксуснокислое и др.), что используется в хозяйственной деятельности.

Разложение бактериями азотистых веществ, в основном белковых соединений, называют гниением.

По характеру дыхания бактерии делятся на две группы: *аэробные* и *анаэробные*.

Бактерии вызывают целый ряд заболеваний человека и животных (чума, холера, сибирская язва, ботулизм и др.). Некоторые виды бактерий служат причиной болезней растений.

При классификации бактерий выделяют несколько классов: *настоящие бактерии* (эубактерии), *миксобактерии*, *спирохеты*, *актинобактерии* (лучистые грибы), *цианобактерии* (синезеленые водоросли).

Водоросли – *Algae*

Группа организмов, рассматриваемая здесь как водоросли, очень разнообразна. Эти организмы неоднородны по своему строению и происхождению.

Водоросли – автотрофные растения, в их клетках присутствуют различные модификации хлорофилла и другие пигменты, обеспечивающие фотосинтез. Водоросли обитают в пресной и морской воде, а также на суше, на поверхности и в толще почвы, на коре деревьев, камнях и пр.

Водоросли делят на десять отделов: 1) синезеленые, 2) пиррофитовые, 3) золотистые, 4) диатомовые, 5) желтозеленые, 6) бурые, 7) красные, 8) эвгленовые, 9) зеленые, 10) харовые.

Отдел синезеленые водоросли – *Cyanophyta*

Синезеленых водорослей насчитывается около 2 тыс. видов. Это древнейшие организмы, следы существования которых

найжены в докембрийских отложениях, возраст их около 3 млрд лет.

Среди синезеленых водорослей есть одноклеточные формы, но большинство видов являются колониальными и нитчатыми организмами (рис. 33, а). Синезеленые водоросли отличаются от других водорослей тем, что в их клетках нет оформленного ядра. У них отсутствуют митохондрии, вакуоли с клеточным соком, нет оформленных пластид, а пигменты, с помощью которых осуществляется фотосинтез, находятся в фотосинтетических пластинах — *ламеллах*. Пигменты синезеленых водорослей очень разнообразны: хлорофилл *a*, каротины, ксантофиллы, билипротеины. Окраска этих водорослей чаще всего сине-зеленая. Она обусловлена фикоцианином (синий пигмент из группы билипротеинов). Однако в зависимости от количественного соотношения различных пигментов окраска этих водорослей может быть не только сине-зеленой, но также фиолетовой, красноватой, желтой, бледно-голубой или почти черной.

Синезеленые водоросли распространены по всему земному шару и встречаются в самых разнообразных условиях. Они способны существовать даже в крайних условиях обитания. Эти организмы выносят продолжительное затемнение и анаэробноз, могут жить в пещерах, в разных почвах, в богатых сероводородом слоях природного ила, в термальных водах и др.

Вокруг клеток колониальных и нитчатых водорослей образуются слизистые влагалища, которые служат защитной оберткой, предохраняющей клетки от высыхания и являющейся светофильтром.

Многие нитчатые синезеленые водоросли имеют своеобразные клетки — *гетероцисты*. У этих клеток хорошо выражена двуслойная оболочка, и выглядят они пустыми. Но это живые клетки, заполненные прозрачным содержимым. Синезеленые водоросли, имеющие гетероцисты, способны фиксировать атмосферный азот. Некоторые виды синезеленых водорослей являются компонентами лишайников. Синезеленые водоросли могут находиться в качестве симбионтов в тканях и органах высших растений. Их способность к фиксации атмосферного азота используется высшими растениями.

Массовое развитие синезеленых водорослей в водоемах может иметь отрицательные последствия. Повышенная температура и загрязнение вод органическими веществами вызывают бурное «цветение воды». Это делает воду непригодной для употребления человеком. Некоторые пресноводные синезеленые токсичны для человека и животных.

Размножение синезеленых водорослей очень примитивно. Одноклеточные и многие колониальные формы размножаются только *делением клеток пополам*. Большинство нитчатых форм размножаются *гормогониями* — короткими участками, отделившимися от материнской

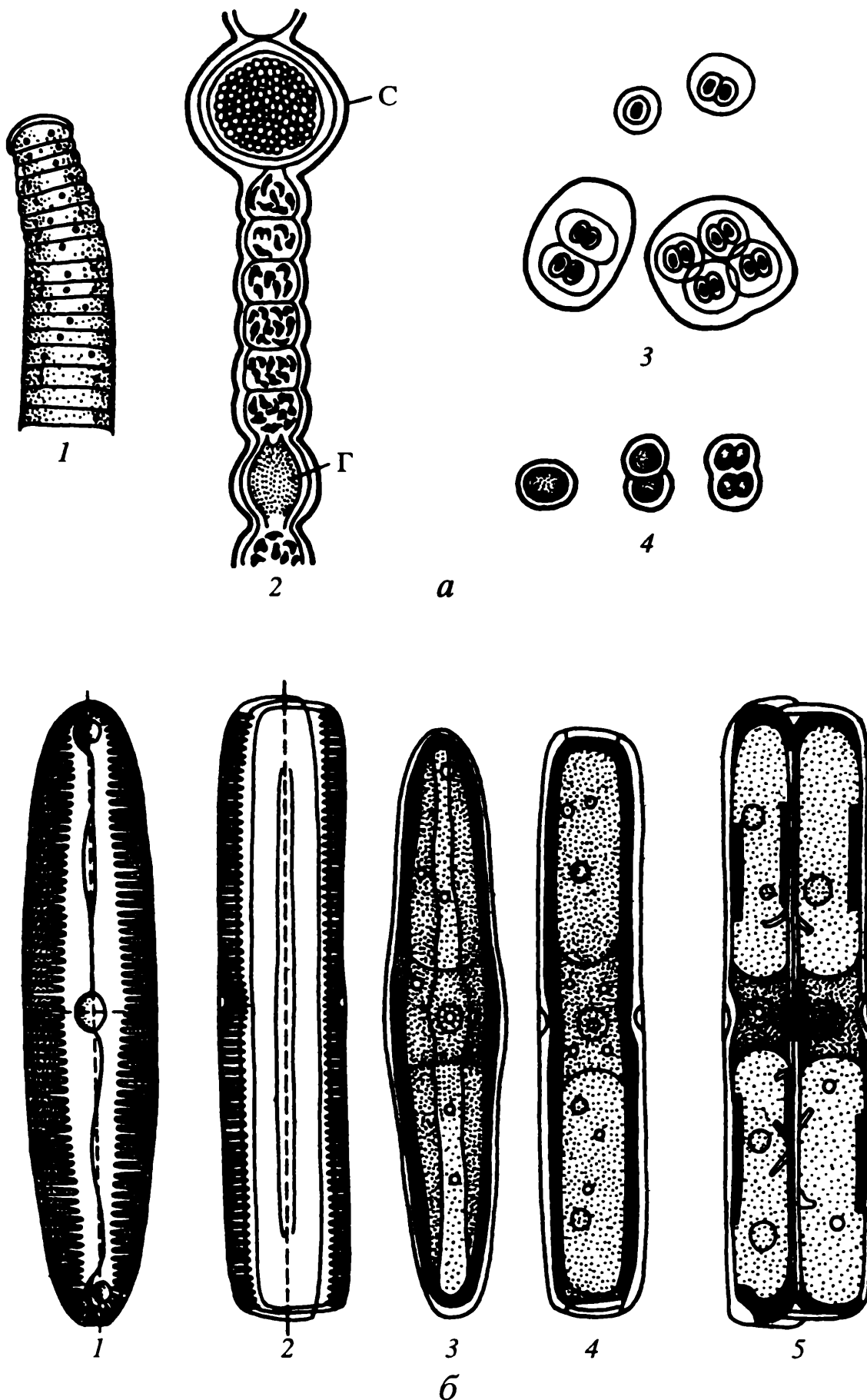


Рис. 33. Водоросли

a – синезеленые: 1 – осциллятория (общий вид нити); 2 – анабена (общий вид нити); 3 – глеокапса; 4 – хроококк; *б* – диатомовая водоросль пиннулярия: 1 – панцирь со стороны створки; 2 – панцирь со стороны пояса; 3 – клетка со стороны створки; 4 – клетка со стороны пояса; 5 – деление клетки (две дочерние клетки со стороны пояса). С – спора; Г – гетероциста

нити и вырастающими во взрослые особи. Размножение может осуществляться и с помощью *спор* — разросшихся толстостенных клеток, способных переживать неблагоприятные условия и затем прорасти в новые нити.

Отдел диатомовые водоросли – *Bacillariophyta* (*Diatomeae*)

Диатомовые водоросли (диатомеи) насчитывают около 10 тыс. видов. Это микроскопические мелкие организмы, обитающие в основном в водоемах. Диатомовые водоросли — особая группа одноклеточных организмов, отличная от других водорослей. Клетки диатомеи покрыты панцирем из кремнезема (рис. 33, б). В клетке находятся вакуоли с клеточным соком. В центре расположено ядро. Хлоропласты крупные. Окраска хлоропластов диатомеи имеет различные оттенки желто-бурого цвета, так как среди пигментов преобладают каротин, ксантофилл и диатомин, имеющие желтые и бурые оттенки и маскирующие хлорофилл *a* и *c*.

Для панцирей диатомей характерны геометрическая правильность их строения и большое разнообразие очертаний. Панцирь состоит из двух половинок. Большая — *эпитека* — покрывает меньшую — *гипотеку*, как крышка покрывает коробку.

Большинство диатомей, имеющих двустороннюю симметрию, способны передвигаться по поверхности субстрата. Движение осуществляется с помощью так называемого *шва*. Шов представляет собой щель, прорезывающую стенку створки. Движение цитоплазмы в щели и трение ее о субстрат обеспечивают перемещение клетки.

Клетки диатомей, имеющих радиальную симметрию, не способны к передвижению.

Размножаются диатомеи обычно делением клетки на две половинки. Протопласт увеличивается в объеме, вследствие чего эпитека и гипотека расходятся. Протопласт делится на две равные части, ядро делится митотически. В каждой половинке разделившейся клетки панцирь играет роль эпитеки и достраивает недостающую половинку панциря — гипотеку. В результате многочисленных делений происходит постепенное уменьшение размеров. У части клеток они могут уменьшаться почти в три раза по сравнению с первоначальными. Достигнув минимальных размеров, клетки развивают ауксоспоры («растущие споры»). Образование ауксоспор связано с половым процессом.

Клетки диатомовых водорослей в вегетативном состоянии диплоидны. Перед половым размножением происходит редукционное деление ядра (мейоз). Две клетки диатомей сближаются, створки раздвигаются, гаплоидные (после мейоза) ядра попарно сливаются и образуются одна или две ауксоспоры. Ауккоспора некоторое время

растет, а затем вырабатывает панцирь и превращается в вегетативную особь.

Среди диатомей есть светлюбивые и тенелюбивые виды, они живут в водоемах на разных глубинах. Диатомовые могут обитать и в почвах, особенно влажных и заболоченных. Наряду с другими водорослями диатомеи могут вызывать «цветение» снега.

Диатомеи играют большую роль в экономике природы. Они служат постоянной кормовой базой и первоначальным звеном в пищевых цепях для многих водных организмов. Ими питаются многие рыбы, особенно молодь.

Панцири диатомей, осаждаясь на дно в течение миллионов лет, формируют осадочную породу — диатомит. Он широко используется как строительный материал с высокими тепло- и звукоизоляционными свойствами, в качестве фильтров в пищевой, химической и медицинской промышленности.

Отдел желтозеленые водоросли – *Xanthophyta*

Эта группа водорослей насчитывает около 550 видов. В основном это обитатели пресных вод. Среди них есть одноклеточные жгутиковые, коккоидные, нитчатые и сифональные формы. Для этих водорослей характерна желто-зеленая окраска, давшая название всей группе. Хлоропласты дисковидной формы. Характерные пигменты — хлорофиллы *a* и *c* и каротиноиды. Запасные вещества — глюкан, жиры. Половое размножение — оогамное и изогамное. Бесполое размножение осуществляется за счет деления клетки, участков нитчатых форм или специализированными подвижными или неподвижными клетками.

Отдел бурые водоросли – *Phaeophyta*

Бурые водоросли — высокоорганизованные многоклеточные организмы, обитающие в морях. Их около 1500 видов. Самые крупные из бурых водорослей достигают нескольких десятков метров. Однако в этой группе встречаются также виды микроскопических размеров. Форма слоевищ может быть очень многообразна.

Общий признак всех водорослей, принадлежащих к этой группе, — желтовато-бурая окраска. Она обусловлена пигментами каротином и ксантофиллом (фукоксантин и др.), которые маскируют зеленый цвет хлорофиллов *a* и *c*. Клеточная оболочка целлюлозная с наружным пектиновым слоем, способным к сильному ослизнению.

У бурых водорослей встречаются все формы размножения: вегетативное, бесполое и половое. Вегетативное размножение происходит отделившимися частями слоевища. Бесполое размножение осуществ-

ляется при помощи зооспор (подвижных благодаря жгутикам спор). Половой процесс у бурых водорослей представлен изогамией.

У многих бурых водорослей гаметофит и спорофит различаются по форме, размерам и строению. У бурых водорослей наблюдается чередование поколений, или смена ядерных фаз в цикле развития.

Бурые водоросли встречаются во всех морях земного шара.

В зарослях бурых водорослей близ берегов находят укрытие, места размножения и питания многочисленные прибрежные животные. Бурые водоросли широко используются человеком. Из них получают альгинаты (соли альгиновой кислоты, применяемые как стабилизаторы растворов и суспензий в пищевой промышленности). Они используются при изготовлении пластмасс, смазочных материалов и т.д. Бурые водоросли (ламинарии, аларии и др.) используются в пищу.

Отдел красные водоросли (багрянки) – *Rhodophyta*

Красные водоросли — многочисленная (около 4 тыс. видов) группа в основном морских обитателей. Их размеры варьируют от микроскопических до 1–2 м. Внешне красные водоросли очень разнообразны: есть нитевидные, пластинчатые, кораллоподобные формы, в разной степени рассеченные и разветвленные.

Красные водоросли имеют своеобразный набор пигментов. Кроме хлорофиллов *a* и *b* имеется хлорофилл *d*, известный только для этой группы растений, есть каротины, ксантофиллы, а также пигменты из группы билипротеинов: синий пигмент фикоцианин, красный — фикоэритрин. Различное сочетание этих пигментов определяет окраску водорослей — от ярко-красной до голубовато-зеленой и желтой.

Размножаются красные водоросли вегетативным, бесполом и половым путем. Вегетативное размножение характерно лишь для наиболее низко организованных багрянок (одноклеточные и колониальные формы). У высокоорганизованных многоклеточных форм оторванные участки таллома погибают. Для бесполого размножения служат различного рода споры.

Половой процесс оогамный. На растении-гаметофите образуются мужские и женские половые клетки (гаметы), лишенные жгутиков. При оплодотворении женские гаметы не выходят в окружающую среду, а остаются на растении; мужские гаметы выбрасываются наружу и пассивно переносятся токами воды.

Диплоидные растения — спорофиты — имеют такой же внешний вид, как и гаметофиты (гаплоидные растения). Это изоморфная смена поколений. На спорофитах формируются органы бесполого размножения.

Многие красные водоросли широко используются человеком, они съедобны и полезны. В пищевой и медицинской промышленности

широко используется получаемый из разных видов багрянок (около 30) полисахарид *агар*.

Отдел эвгленовые водоросли – *Euglenophyta*

В этой группе около 1000 видов. Это одноклеточные жгутиковые организмы, в основном обитатели пресных вод. В хлоропластах присутствуют хлорофилл *a* и *b* и большая группа вспомогательных пигментов из группы каротиноидов. У этих водорослей на свету происходит фотосинтез, а в темноте они переходят на гетеротрофное питание.

Размножение этих водорослей происходит только за счет митотического деления клетки. Митоз у них отличается от этого процесса в других группах организмов.

Отдел зеленые водоросли – *Chlorophyta*

Зеленые водоросли – самый крупный отдел водорослей, насчитывающий 13 тыс. видов. Для этих водорослей характерна чисто зеленая, как у высших растений, окраска, так как среди пигментов преобладает хлорофилл. В хлоропластах (хроматофорах) присутствуют две модификации хлорофилла *a* и *b*, как и у высших растений, а также другие пигменты – каротины и ксантофиллы.

Жесткие клеточные стенки зеленых водорослей образованы целлюлозой и пектиновыми веществами. Запасные вещества – крахмал, реже масло. Многие особенности строения и жизни зеленых водорослей свидетельствуют об их родстве с высшими растениями. Зеленые водоросли отличаются наибольшим по сравнению с другими отделами многообразием. Они могут быть одноклеточными, колониальными и многоклеточными. В этой группе представлено все разнообразие морфологической дифференциации тела, известной для водорослей, – монадная, коккоидная, пальмеллоидная, нитчатая, пластинчатая и неклеточная (сифональная). Велик диапазон их размеров – от микроскопических одиночных клеток до крупных многоклеточных форм длиной в десятки сантиметров. Размножение вегетативное, бесполое и половое. Встречаются все основные типы смены форм развития.

Зеленые водоросли обитают чаще в пресных водоемах, однако немало и солоноводных и морских форм, а также вневодных наземных и почвенных видов.

К классу *вольвоксовые* относятся наиболее примитивные представители зеленых водорослей. Обычно это одноклеточные образования со жгутиками, иногда объединенные в колонии (рис. 34). Они подвижны в течение всей жизни. Распространены в неглубоких пресных водоемах,

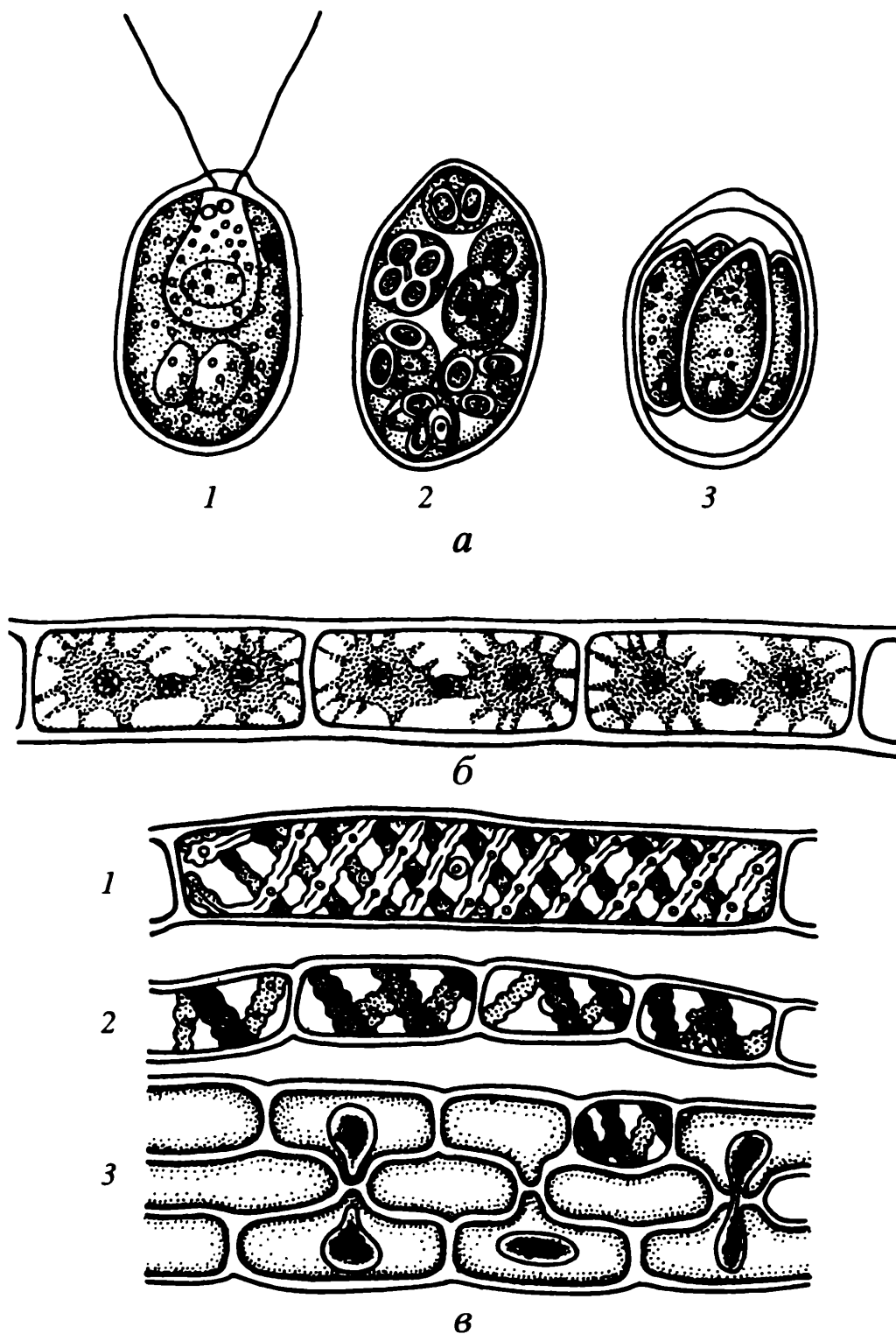


Рис. 34. Зеленые водоросли

а – хламидомонада – одноклеточная водоросль: 1 – вегетативная особь; 2 – пальмелле-видная стадия; 3 – размножение (молодые особи внутри материнской клетки); *б* – зигнема; *в* – спирогира: 1 – клетка с тремя пластидами, 2 – нить (в клетках по одной пластиде), 3 – конъюгация (содержимое из верхней нити переходит в клетки нижней нити)

болотах, в почве. Из одноклеточных широко представлены виды рода *хламидомонада* (рис. 34, *а*). Шаровидные или эллипсоидальные клетки хламидомонад покрыты оболочкой, состоящей из гемицеллюлозы и

пектиновых веществ. На переднем конце клетки расположены два жгутика. Всю внутреннюю часть клетки занимает чашевидный хлоропласт. В цитоплазме, заполняющей чашевидный хлоропласт, расположено ядро. У основания жгутиков имеются две пульсирующие вакуоли.

Бесполое размножение происходит при помощи двужгутиковых зооспор. При половом размножении в клетках хламидомонад формируются (после мейоза) двужгутиковые гаметы.

Для видов хламидомонад характерна изо-, гетеро- и оогамия. При наступлении неблагоприятных условий (пересыхание водоема) клетки хламидомонад теряют жгутики, покрываются слизистым чехлом и размножаются делением. При наступлении благоприятных условий они образуют жгутики и переходят к подвижному образу жизни.

Наряду с автотрофным способом питания (фотосинтез) клетки хламидомонад способны всасывать через оболочку растворенные в воде органические вещества, что способствует процессам самоочищения загрязненных вод.

Клетки колониальных форм (пандорина, вольвокс) построены по типу хламидомонад.

В классе *протококковые* основная форма вегетативного тела — неподвижные клетки с плотной оболочкой и колонии таких клеток. Примерами одноклеточных протококковых могут служить хлорококк и хлорелла. Бесполое размножение хлорококка осуществляется с помощью двужгутиковых подвижных зооспор, а половой процесс представляет собой слияние подвижных двужгутиковых изогамет (изогамия). У хлореллы отсутствуют подвижные стадии при бесполом размножении, полового процесса нет.

Класс *улотриксовые* объединяет нитчатые и пластинчатые формы, обитающие в пресных и морских водоемах. Улотрикс представляет собой нить до 10 см длиной, прикрепляющуюся к подводным предметам. Клетки нити одинаковые, короткоцилиндрические, с пластинчатыми постенными хлоропластами (хроматофорами). Бесполое размножение осуществляется зооспорами (подвижные клетки с четырьмя жгутиками).

Половой процесс изогамный. Гаметы подвижны благодаря наличию у каждой гаметы двух жгутиков.

Класс *конъюгаты (сцеплянки)* объединяет одноклеточные и нитчатые формы со своеобразным типом полового процесса — конъюгацией. Хлоропласты (хроматофоры) в клетках этих водорослей пластинчатого типа и очень разнообразны по форме (рис. 34, в).

В прудах и в водоемах с медленным течением основную массу зеленой тины образуют нитчатые формы (спирогира, зигнема и др.).

При конъюгации от супротивных клеток двух расположенных рядом нитей вырастают отростки, которые образуют канал. Содержимое

двух клеток сливается и образуется зигота, покрываемая толстой оболочкой. После периода покоя зигота прорастает, давая начало новым нитчатым организмам.

Класс *сифоновые* включает водоросли с неклеточным строением слоевища (таллома) при его довольно крупных размерах и сложном расчленении. Морская сифоновая водоросль каулерпа внешне напоминает листостебельное растение: размер ее около 0,5 м, к грунту она прикрепляется ризоидами, ее слоевища стелятся по грунту, а вертикальные образования, напоминающие листья, содержат хлоропласты. Она легко размножается вегетативно частями слоевища. В теле водоросли отсутствуют клеточные стенки, у нее сплошная протоплазма с многочисленными ядрами, близ стенок расположены хлоропласты.

Отдел харовые водоросли – *Charophyta*

Это наиболее сложно устроенные водоросли: их тело дифференцировано на узлы и междоузлия, в узлах находятся мутовки коротких ветвей, напоминающих листья. Размер растений от 20–30 см до 1–2 м. Они образуют сплошные заросли в пресных или слабосоленых водоемах, прикрепляясь к грунту ризоидами. Внешне они напоминают высшие растения. Однако настоящего расчленения на корень, стебель и листья у этих водорослей нет. Харовых водорослей насчитывается около 300 видов, принадлежащих к семи родам. У них есть сходство с зелеными водорослями по составу пигментов, строению клеток, особенностям размножения. Есть сходство и с высшими растениями в особенностях размножения (оогамия) и т.д. Отмеченное сходство свидетельствует о наличии общего предка у харовых и высших растений.

Вегетативное размножение харовых осуществляется специальными структурами, так называемыми клубеньками, образующимися на ризоидах и на нижних частях стеблей. Каждый из клубеньков легко прорастает, образуя протонему, а затем и целое растение.

Вопросы по теме «Бактерии. Водоросли»:

1. Общая характеристика бактерий. Основные формы клеток бактерий.
2. Размножение бактерий.
3. Разделение бактерий по характеру питания и дыхания.
4. Общая характеристика водорослей и основные отделы.
5. Синезеленые водоросли. Особенности строения клетки. Основные формы. Размножение.
6. Диатомовые водоросли. Особенности строения клетки. Размножение.
7. Зеленые водоросли. Особенности строения клетки. Основные формы. Размножение. Основные классы.

Отдел грибы – *Mycophyta (Fungi)*

Грибы — многочисленная группа организмов, насчитывающая около 100 тыс. видов. Это гетеротрофные организмы, которые обитают главным образом на суше. Они наряду с бактериями и другими организмами выполняют в природе важную функцию редуцентов, поддерживая круговорот веществ в природе. Грибы занимают особое положение в системе органического мира, в настоящее время их выделяют в особое царство (царство *Mycota*). Мы традиционно рассматриваем эту группу среди низших растений. Грибы характеризуются сочетанием признаков как растений (неподвижность, неограниченный верхушечный рост, наличие клеточных стенок), так и животных (гетеротрофный тип питания, наличие хитина в клеточных стенках, запасные углеводы в форме гликогена, образование мочевины). Грибы характеризуются особым циклом развития (смена ядерных фаз, наличие дикарионов и др.). Клеточные оболочки грибов состоят из целлюлозы, однако в оболочках присутствует хитин, сходный по химическому составу с хитином насекомых. Грибы не образуют в своих клетках крахмал, и запасными веществами служат жиры, волютин, гликоген (характерный для животных клеток).

Грибы очень разнообразны по размерам, внешнему виду и условиям обитания. Общим почти для всех грибов является наличие *мицелия* (*грибницы*). Она представляет собой систему тонких ветвящихся нитей, или *гиф*, находящихся на поверхности субстрата, на котором живет *гриб*, либо внутри его (исключение — одноклеточные грибы-дрожжи).

По строению мицелия выделяют две большие группы грибов: низшие и высшие. *Низшие грибы* почти всегда имеют неклеточный многоядерный мицелий (класс зигомицеты). У *высших грибов* мицелий многоклеточный (класс аскомицеты, базидиомицеты, несовершенные грибы).

Грибы размножаются вегетативным, бесполым и половым путем. Вегетативное размножение происходит частями мицелия или распадом мицелия на отдельные клетки. В последнем случае могут образовываться хламидоспоры (если клетки покрываются толстой оболочкой) или артроспоры (тонкостенные клетки, отчленяющиеся от кончика гифы). У дрожжей встречается почкование клеток.

Бесполое размножение осуществляется путем образования эндогенных спор (внутри специальных органов спороношения — спорангиев) или экзогенных спор — *конидий* (образуются на органах, называемых конидиеносцами).

Половое размножение заключается в слиянии мужских и женских половых клеток (гамет) и образовании после слияния зиготы. У низших грибов наблюдаются изогамия, гетерогамия, оогамия и особая форма полового процесса — *зигогамия*, напоминающая конъюгацию

водорослей (класс зигомицеты). У высших грибов при половом размножении происходит слияние содержимого половых органов, не дифференцированного на гаметы (класс сумчатые грибы), или слияние вегетативных клеток мицелия (класс базидиальные грибы). В том или другом случае сначала сливаются цитоплазмы, а ядра лишь сближаются попарно (стадия дикариона). Впоследствии происходит слияние ядер. Диплоидное ядро после редукционного деления образует гаплоидные споры. У сумчатых грибов споры (аскоспоры) возникают внутри особых клеток — *сумок* (аски). Базидиоспоры — экзогенные (наружные) споры, образующиеся по четыре на *базидиях*.

К низшим грибам относятся представители класса зигомицетов. Их насчитывается около 600 видов. Большинство их обитает в почвах. Среди зигомицетов много видов плесневых грибов. Они имеют вид белых, серых, черных пушистых налетов на гниющих остатках растительного и животного происхождения. Некоторые виды зигомицетов — паразиты растений, насекомых, мелких почвенных животных, ряд видов вызывает заболевания человека и домашних животных. Типичным представителем этого класса является плесневый гриб — *мукор* (рис. 35). Зигомицеты играют большую роль в природе, образуя *эндотрофную микоризу* (или *эндомикоризу*).

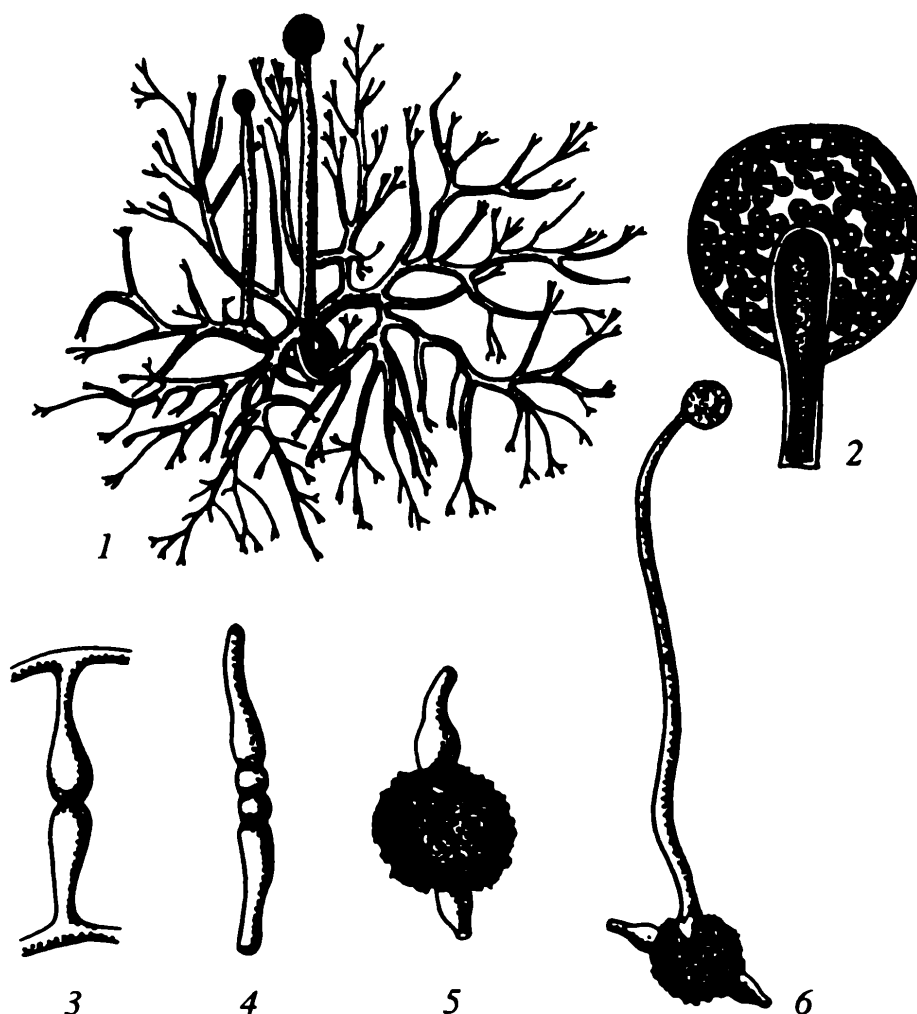


Рис. 35. Гриб *мукор*
1 — мицелий и спорангий; 2 — спорангий; 3–5 — половой процесс и развитие зиготы; 6 — зрелая зигота и ее прорастание

К высшим грибам относятся представители класса аскомицеты (сумчатые грибы). Аскомицеты объединяют 25–30 тыс. видов, имеющих хорошо развитый (за исключением дрожжей) членистый мицелий. Бесполое размножение аскомицетов осуществляется с помощью *конидий*: на верхушках специализированных гиф — *конидиеносцев* — отшнуровываются многоядерные клетки — *конидиоспоры*. Половое размножение аскомицетов характеризуется образованием аска, или сумки с гаплоидными *аскоспорами* (сумкоспорами).

У *дрожжей* — одноклеточных аскомицетов, произошедших от многоклеточных предков, — настоящего мицелия нет, а вегетативное тело представлено одиночными клетками, активно размножающимися делением (рис. 36).

Дрожжи (их более 350 видов) широко распространены в разных природных местообитаниях. Некоторые из них культивируются человеком и используются в хлебопечении, пивоварении, виноделии.

К аскомицетам относятся многочисленные виды плесневых грибов (сизо-зеленые, красные и бурые плесени), вызывающие порчу пищевых продуктов.

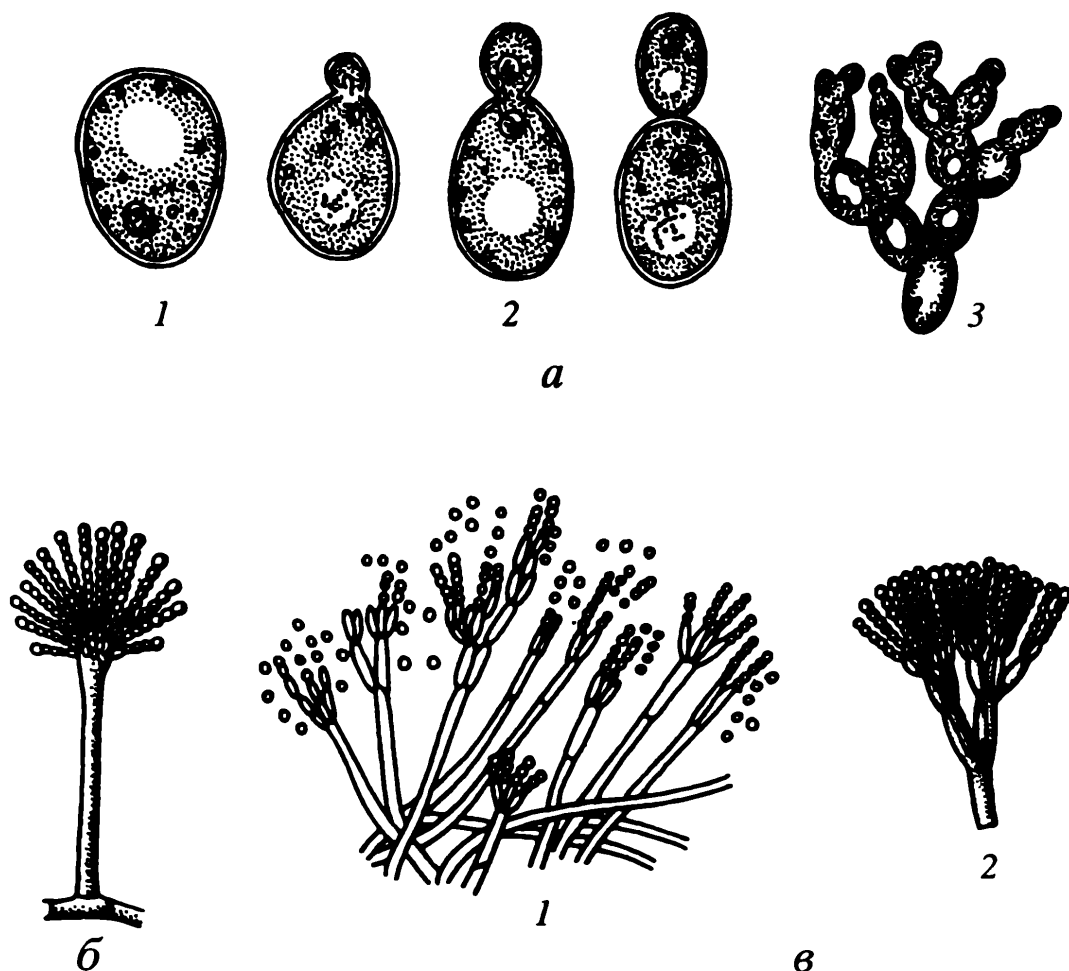


Рис. 36. Грибы

а — дрожжи: 1 — отдельная клетка; 2 — почкование; 3 — группа клеток, не разъединившихся после почкования; *б* — аспергилл (конидиеносец с конидиями); *в* — пеницилл: 1 — общий вид; 2 — конидиеносец с конидиями

К этому классу также принадлежат некоторые паразиты высших растений (мучнисторосяные грибы, виды спорыньи), а также грибы, образующие съедобные плодовые тела (сморчки, строчки, трюфели). Некоторые представители этого класса образуют *эктотрофную микоризу* (или эктомикоризу).

Класс *несовершенные грибы* (или дейтеромицеты) включает около 25 тыс. видов, у которых неизвестен половой процесс. Это искусственная группа. Большинство видов этого класса по происхождению является аскомицетами, утратившими в процессе эволюции половой процесс; некоторые представители своим происхождением связаны с классом базидиомицетов.

Мицелий этих грибов членистый (многоклеточный). Порошистый налет этих плесеней образован органами бесполого размножения — конидиеносцами с конидиями (наружное спороношение).

Большинство видов несовершенных грибов — сапрофиты, однако есть и паразиты животных и человека, вызывающие различные формы микозов; некоторые виды являются причиной болезни растений, в том числе культурных.

Разные виды аспергиллов широко используются для получения лимонной, щавелевой, глюконовой и фумаровой кислот. Эти грибы — ценные источники для получения ферментов, используемых в пищевой, текстильной и кожевенной промышленности.

Широко известный антибиотик пенициллин получают из грибов рода пеницилл. Среди многочисленных видов класса есть как полезные для человека виды, так и опасные (токсичные, патогенные) представители. Такие кожные заболевания, как стригущий лишай и эпидермофития, вызываются видами этой группы.

К классу *базидиальные грибы* принадлежит около 25 тыс. видов. Среди них большинство форм со съедобными плодовыми телами (белый гриб, подосиновик, сыроежка, шампиньон и др.), а также и с ядовитыми (бледная поганка и др.). К этому классу относятся такие паразиты высших растений, как ржавчинные и головневые грибы. Основную массу вегетативного тела составляет хорошо развитый многоклеточный мицелий. У базидиальных грибов половое спороношение развивается в виде базидий с базидиоспорами. Большое число видов базидиальных грибов образует *эктомикоризу*.

Отдел лишайники – *Lichenophyta*

Лишайники — это своеобразные комплексные организмы, состоящие из гриба и водоросли. Гриб и водоросль находятся в сложных взаимоотношениях. Считается, что в основе биологии лишайников лежит явление симбиоза — взаимовыгодного сожительства двух

различных организмов. Однако гриб поглощает не только отмершие клетки водорослей (сапрофитное питание), но также может вести себя как паразитический организм: с помощью гаусторий (всасывающие органы гриба) питается содержимым живых клеток водорослей. Этот паразитизм гриба носит умеренный характер, так что водоросли, интенсивно делясь, не уменьшаются в количестве.

Гриб — гетеротрофный организм, он снабжает водоросль водой, минеральными солями, обеспечивает ей защиту от высыхания и инсоляции, а получает от водоросли (автотрофного организма) углеводы.

Грибы, образующие лишайники, в большинстве случаев относятся к сумчатым грибам. Лишь немногие тропические и субтропические виды лишайников созданы базидиальными грибами.

Водоросли, входящие в состав лишайников, обычно относятся к зеленым, реже к синезеленым.

Известно более 20 тыс. видов лишайников. По внешнему виду выделяют три морфологических типа лишайников: корковые, или накипные, листоватые и кустистые (рис. 37).

Накипные лишайники имеют вид корочки, плотно сросшейся с субстратом и неотделимой от него.

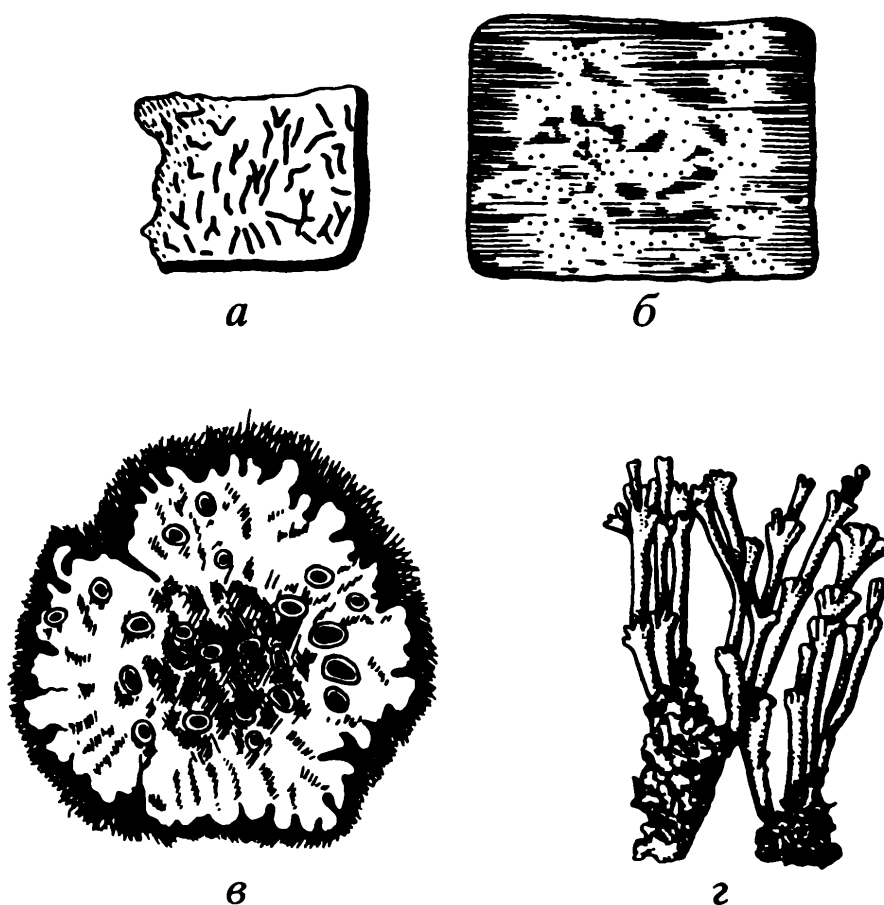


Рис. 37. Лишайники

а — письменный лишайник на камне; *б* — корковый лишайник с перитециями (черные точки); *в* — листоватый лишайник с апотециями — пармелия; *г* — кустистый лишайник

Листоватые лишайники имеют вид чешуи или листовидной пластинки, горизонтально распростертой на субстрате и прикрепляющейся к субстрату пучками гиф, называемыми *ризинами*. Верхняя поверхность таких лишайников по строению и окраске отлична от нижней (напочвенные лишайники рода *пелтигера*, эпифиты рода *гипогимния* и др.).

Кустистые лишайники имеют вид прямостоячего или повисающего кустика, реже неразветвленных прямостоячих выростов (различные виды *ягеля*, *цетрария* *исландская* и др.).

Такие жизненные формы не встречаются отдельно у грибов и водорослей, слагающих лишайниковое слоевище. Лишайники прошли длительный исторический формообразующий процесс на основе симбиоза, приведший к возникновению специфических морфологических форм.

По анатомическому строению у лишайников различают два типа слоевищ: *гомеомерное* слоевище, когда гифы гриба и водоросли распределены равномерно по всему слоевищу (рис. 38), и *гетеромерное* слоевище, когда наружные слои гиф создают плотное образование — «кору», а под верхним слоем коры — обособленный слой водорослей — *гонидиальный* слой.

Размножаются лишайники вегетативным способом при помощи кусочков слоевища. Многие листоватые и кустистые лишайники размножаются *соредиями* и *изидиями*. Соредии состоят из одной или

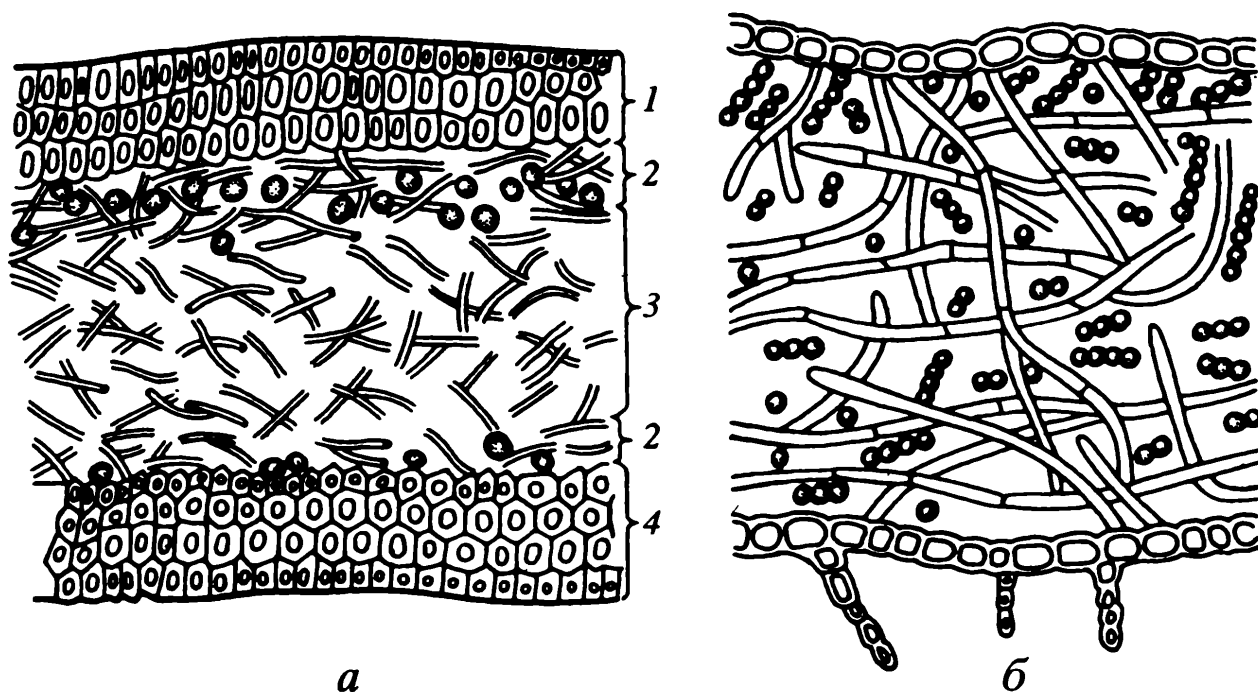


Рис. 38. Строение слоевища лишайника

а — гетеромерное; *б* — гомеомерное слоевище с коровым слоем. 1 — верхняя кора; 2 — гонидиальный слой; 3 — сердцевинный слой; 4 — нижняя кора

нескольких клеток водоросли, оплетенных гифами гриба. Изидии представляют собой мельчайшие выросты слоевища в виде палочек, бугорков, покрытые снаружи корой из гиф, которые прорастают в новые слоевища лишайников.

Каждый из компонентов лишайника может размножаться самостоятельно: водоросли делятся или размножаются спорами; грибы размножаются половым путем, образуя плодовые тела с сумками и сумкоспорами.

Лишайники широко распространены в природе, встречаясь даже в самых неблагоприятных местообитаниях: в пустынях, на скалах, камнях, где условия существования слишком суровы для других растений. Особенно велика роль лишайников в тундре, где они составляют основную пищу для оленей, а также в лесотундре и в лесных сообществах.

Физиология гриба и водоросли в слоевище лишайника во многом отличается от физиологии свободноживущих грибов и водорослей. Так, для лишайников характерно образование особых органических соединений — лишайниковых кислот. Лишайникам нередко принадлежит роль пионеров при заселении различных субстратов (каменистых, щебнистых, песчаных и др.). Они подготавливают условия для поселения высших растений.

Лишайники — неприхотливые организмы, однако большинство видов обладает избирательной способностью и поселяется на определенном субстрате (на известняках, кварцах, коре деревьев или на гниющей древесине, на неподвижно лежащих предметах из стекла, кожи, железа и пр.). Лишайники требовательны к свету, могут переносить засуху, но нуждаются хотя бы в периодическом увлажнении, так как процессы фотосинтеза и дыхания идут лишь во влажных слоевищах.

Весьма требовательны лишайники к чистоте воздуха: многие из них погибают при малейшем загрязнении атмосферы сернистым газом и другими веществами. По состоянию лишайников можно оценивать степень загрязненности атмосферного воздуха.

Вопросы по теме «Грибы. Лишайники»:

1. Грибы. Особенности строения клетки. Сочетание признаков животных и растений.
2. Низшие и высшие грибы.
3. Зигомицеты. Особенности строения мицелия. Размножение.
4. Аскомицеты. Особенности строения мицелия. Размножение.
5. Одноклеточные аскомицеты.
6. Участие грибов в образовании микоризы.
7. Роль грибов в природе и в жизни человека.
8. Лишайники как явление симбиоза гриба и водоросли.

9. Основные морфологические формы лишайников.
10. Два основных типа анатомического строения лишайников.
11. Размножение лишайников.
12. Роль лишайников в природе.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

По внешнему виду, по строению и биологическим особенностям высшие растения очень разнообразны. Ныне живущие высшие растения — это мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные и покрытосеменные (цветковые) растения. Общее число их видов превышает 300 тыс.

В отличие от низших растений высшие характеризуются рядом признаков более высокой организации. Тело их расчленено на органы: побег и корень (за исключением моховидных). В состав этих органов входит много различных тканей.

У высших растений хорошо развита проводящая система, представленная трахеидами, сосудами (трахеями) и ситовидными трубками. Наряду с проводящей системой имеются сложная система покровных тканей и сложный устьичный аппарат; сильное развитие получили механические ткани.

Характерная черта высших растений — закономерная смена поколений (гаметофита и спорофита) в цикле их развития. Гаметофит (половое поколение), на котором образуются антеридии и архегонии, — сменяется бесполом поколением — спорофитом, на котором формируются спорангии со спорами. Гаметофит — всегда гаплоидное растение, спорофит — диплоидное.

У моховидных гаметофит доминирует в жизненном цикле, а спорофит занимает подчиненное положение и живет на гаметофите. Плауны, хвощи и папоротники характеризуются биологической самостоятельностью как спорофита, так и гаметофита, но спорофит преобладает в жизненном цикле, а гаметофит более или менее редуцирован. У наиболее высоко организованных высших растений (голосеменные, покрытосеменные) наблюдается наибольшая редукция гаметофита.

Современная систематика охватывает как ныне живущие, так и вымершие формы высших растений. Высшие растения обычно подразделяют на девять отделов: вымершие — риниофиты и зостерофиллофиты; ныне живущие — моховидные, плауновидные, псилотовидные, хвощевидные, папоротниковидные, голосеменные и цветковые (покрытосеменные) растения.

Отдел риниофиты – *Rhyniophyta*

Риниофиты (псилофитовые) вымерли в среднем девоне. Эти первые высшие растения имели очень простое строение. Они размножались спорами, имели дихотомически ветвящиеся теломы с верхушечными спорангиями. Дифференциация на корни, стебли и листья отсутствовала.

Считают, что риниофиты — исходная предковая группа, от которой произошли моховидные, плауновидные, хвощевидные и папоротниковидные.

Отдел зостерофиллофиты – *Zosterophyllophyta*

К этому отделу относится небольшая группа растений, существовавших в раннем и среднем девоне. Они имели много общего с риниофитами. Возможно, растения этой группы обитали в воде. Как и риниофиты, они не имели листьев, их надземные побеги дихотомически ветвились. Спорангии зостерофиллофитов, имевшие шаровидную или бобовидную форму, располагались латерально на коротких ножках, в этом их отличие от риниофитов.

Отдел моховидные – *Bryophyta*

Моховидные — вечнозеленые, автотрофные, в основном многолетние растения. Они насчитывают около 25 тыс. видов и известны с карбона. Эта группа высших растений происходит, по-видимому, от древних зеленых водорослей.

Тело моховидных представляет собой либо слоевище (таллом), прижатое к субстрату, либо стебелек с листьями; корней нет, есть только ризоиды. Это небольшие растения, размеры их колеблются от 1 мм до нескольких десятков сантиметров. Моховидные имеют сравнительно простую внутреннюю организацию. В их теле имеется ассимиляционная ткань, но слабо выражены по сравнению с другими высшими растениями проводящие, механические, запасающие и покровные ткани.

В отличие от всех других отделов высших растений вегетативное тело моховидных представлено гаметофитом, который доминирует в их жизненном цикле, спорофит же занимает подчиненное положение, развиваясь на гаметофите.

На гаметофите моховидных развиваются половые органы — мужские (антеридии) и женские (архегонии). В антеридиях образуется большое число двужгутиковых сперматозоидов. В каждом из архегониев образуется одна яйцеклетка. В сырую погоду (во время дождя) сперматозоиды, продвигаясь в воде, проникают к яйцеклетке, находящейся внутри архегония. Один из них сливается с ней, производя оп-

лодотворение. Из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) вырастает спорофит, т.е. бесполое поколение, представленное коробочкой, сидящей на ножке. В коробочке образуются споры.

При прорастании споры возникает *протонема* — тонкая разветвленная нить (реже пластинка). На протонеме образуются многочисленные почки, дающие начало гаметофитам — облиственным побегам или талломам в виде пластинки.

Гаметофиты моховидных способны к вегетативному размножению, и цикл развития их длительное время может происходить без образования спорофита.

Моховидные объединяют три класса: антоцеротовые, печеночники и листостебельные мхи.

В классе *антоцеротовые* (*Anthocerotae*) насчитывается около 300 видов. Они распространены главным образом в тропических и умеренно теплых областях земного шара. В нашей стране встречается только род антоцерос, представленный тремя-четырьмя видами.

Гаметофит антоцеротовых представляют собой слоевище (таллом). Виды рода антоцерос имеют розетковидное слоевище 1–3 см в диаметре, реже листовидное, темно-зеленое, плотно прилегающее к почве. Коробочки (спорогоны) многочисленные, слегка изогнутые, щетинковидные. Они придают антоцеротовым мхам своеобразный вид.

В классе *печеночники* (*Hepaticae*) насчитывается свыше 6 тыс. видов. Печеночники широко распространены. В отличие от других моховидных у большинства печеночников протонема слабо развита и недолговечна. Гаметофит имеет слоевищную форму или форму листостебельного растения. Строение гаметофита у печеночных мхов отличается большим разнообразием, спорофит же однотипен.

В качестве примера можно рассмотреть представителя подкласса маршанциевые (*Marchantiidae*) — маршанцию обыкновенную — *Marchantia polymorpha* (рис. 39). Это один из наиболее распространенных в нашей флоре печеночников (на болотах и в лесах на месте пожара). Тело маршанции представлено слоевищем в виде пластинки темно-зеленого цвета.

Маршанция — двудомное растение. На одних экземплярах образуются архегонии, на других — антеридии. Архегонии развиваются на особой подставке, верхушка которой напоминает многолучевую звездочку. Мужская подставка с антеридиями имеет вид плоского диска.

В подклассе *юнгерманниевые* (*Jungermannniidae*) есть как талломные, так и листостебельные растения. Большинство юнгерманниевых имеет лежащие дорсовентральные побеги. Форма листьев и их прикрепление к стеблю разнообразны. Форма коробочки — от шаровидной до цилиндрической, она обычно раскрывается четырьмя створками.

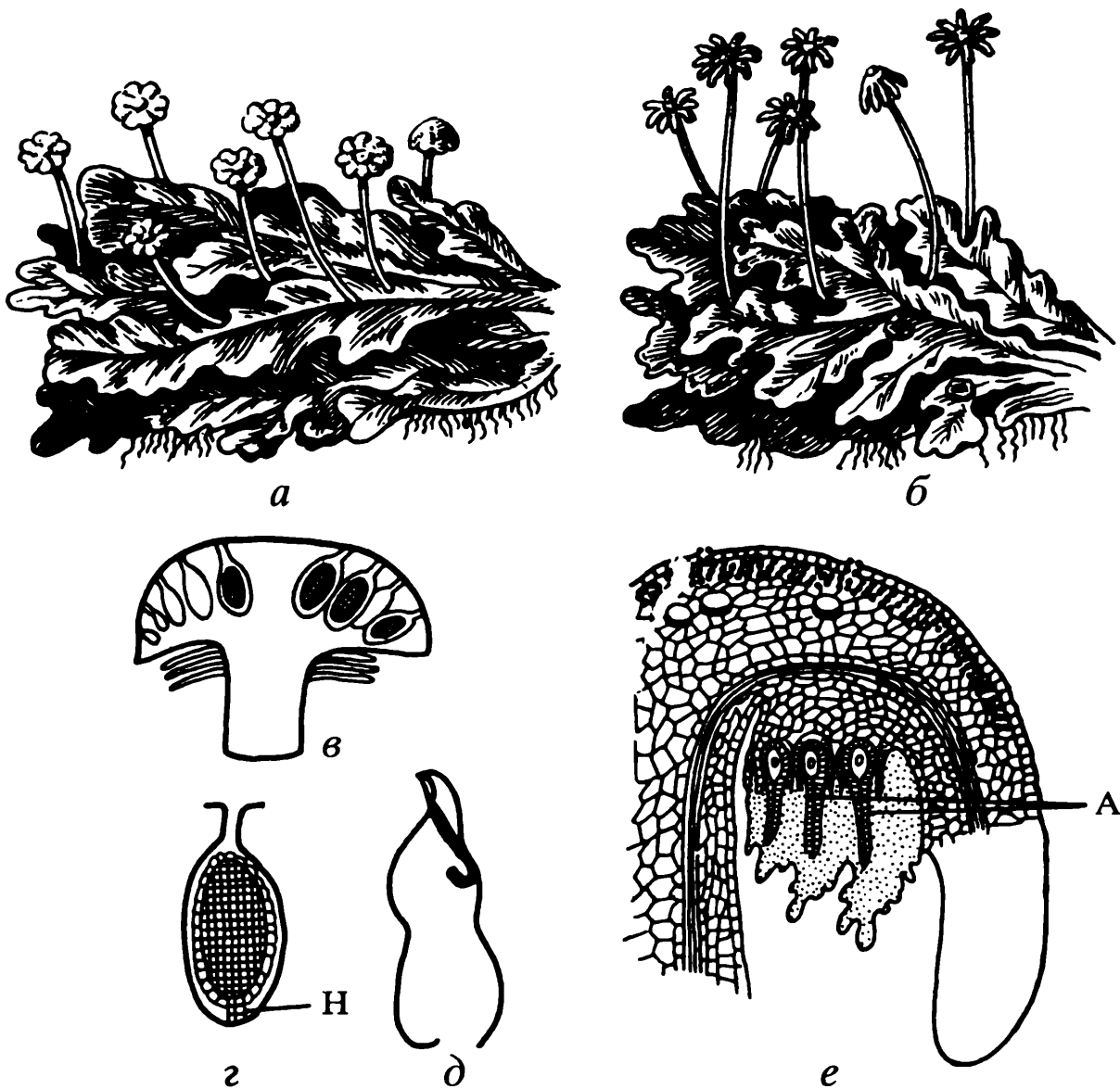


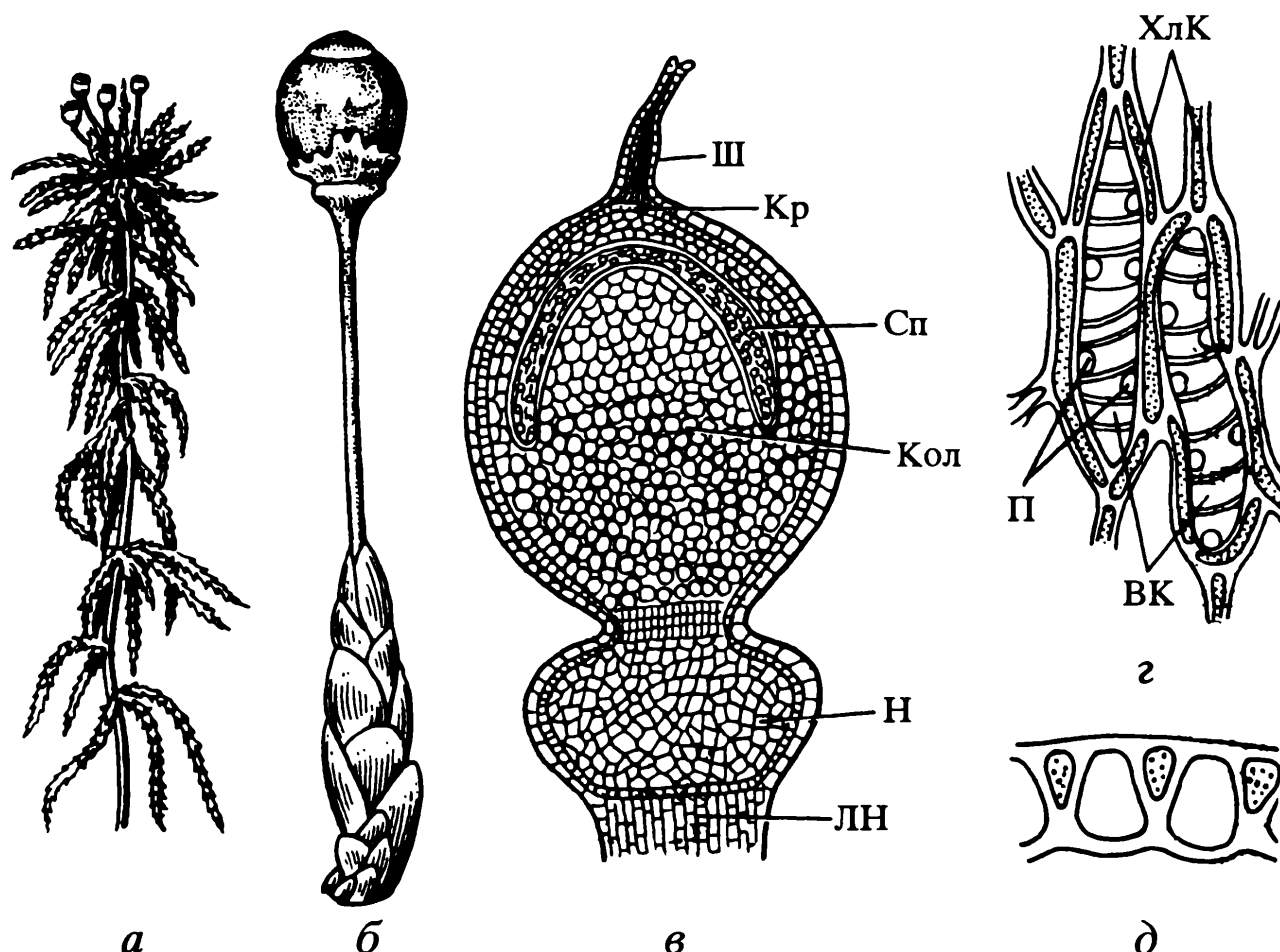
Рис. 39. Маршанция обыкновенная (*Marchantia polymorpha*)

a — таллом с мужскими подставками; *б* — таллом с женскими подставками; *в* — вертикальный разрез через мужскую подставку; *г* — антеридий в антеридиальной полости (Н — ножка антеридия); *д* — двужгутиковый сперматозоид; *е* — вертикальный разрез через женскую подставку (А — архегонии)

К классу *листочные мхи* (*Musci*) относятся три подкласса: сфагновые, андреевые и бриевые мхи; из них рассмотрим два подкласса: сфагновые и бриевые.

Подкласс *сфагновые мхи* (*Sphagnidae*) представлен одним семейством сфагновые (*Sphagnaceae*) с родом сфагнум (*Sphagnum*). В нашей стране встречается 42 вида. Сфагновые мхи широко распространены в умеренных и холодных областях Северного полушария, образуя сплошной покров на болотах, в некоторых типах тундры и во влажных лесах.

Стебли сфагновых мхов прямостоячие, с пучковидно расположенными олиственными ветвями. На верхушке ветви укорочены и собраны в довольно плотную головку (рис. 40).

Рис. 40. Сфагнум (*Sphagnum*)

а — внешний вид; б — верхушка ветви со спорогоном; в — спорогон; г — часть веточного листа; д — поперечный разрез листа. Ш — остаток шейки архегония; Кр — крышечка; Сп — спорогоний; Кол — колонка; Н — ножка спорогона; ЛН — ложная ножка; ХлК — хлорофиллоносные клетки; ВК — водоносные клетки; П — поры

Листья однослойные, имеют клетки двух типов — хлорофиллоносные и водоносные (гиалиновые). Хлорофиллоносные клетки узкие, червеобразной формы, в них содержатся хлоропласты. Они расположены между широкими, бесцветными водоносными клетками, лишенными клеточного содержимого. Благодаря множеству водоносных клеток сфагнум может быстро поглощать большое количество воды (около 40 частей воды на одну весовую часть сухой фитомассы).

В верхней части стеблей образуются антеридии и архегонии. После оплодотворения яйцеклетки из архегония вырастает коробочка.

Подкласс *бриевые*, или *зеленые мхи* (*Bryidae*), представлен у нас в стране примерно 2 тыс. видов. Зеленые мхи — это чаще всего многолетние растения высотой от 1 мм до 50 см. Окраска их обычно зеленая. Они имеют широкое распространение и образуют сплошной покров на болотах, в хвойных лесах, нередко на лугах, а также в горах и тундрах.

Для зеленых мхов характерна хорошо развитая, часто нитчатая, ветвящаяся протонема. По строению вегетативных органов зеленые

мхи очень разнообразны. В качестве примера, отражающего важнейшие признаки растений этого подкласса, рассмотрим мох кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune*), широко распространенный во влажных хвойных лесах и по окраинам болот. Стебель этого мха прямостоячий, неразветвленный, достигает высоты 30–40 см. Он густо покрыт листьями линейно-ланцетной формы (рис. 41).

Кукушкин лен — растение двудомное. На верхушке стеблей одних растений образуются архегонии, других — антеридии. После оплодотворения из зиготы развивается коробочка, сидящая на ножке. В коробочке созревают споры. Спора, попав на влажную почву, прорастает, давая начало нитчатой протонеме. На протонеме образуются почки, из которых вырастают стебли с листьями.

Значение мхов в природе. Представители моховидных растут почти повсеместно. Исключение составляют засоленные пустыни, местобитания с подвижным субстратом, неизвестны морские моховидные. Мхи обильны на болотах и в лесах. Они часто доминируют в напочвенном покрове хвойных лесов (ельников, сосняков и др.). Мхи обильны в тундре, высоко в горах. Тундровую зону и влажные высокогорья справедливо называют «царством мхов и лишайников».

Свойство моховидных быстро впитывать воду и прочно удерживать ее обуславливает оторфовывание моховой дерновины снизу, слабое ее разложение. Моховой покров может способствовать заболачиванию территорий. Сфагновые мхи обладают антибиотическими свойствами. Участвуя в сложении мохового покрова на верховых болотах, они являются торфообразователями.

Многие зеленые мхи формируют сплошной ковер на низинных болотах, где образуют залежи низинного торфа, богатого питательными веществами. Низинный торф широко используется в сельском хозяйстве как удобрение.

Мхи — сильные средообразователи. Произрастая сплошным плотным ковром, они увеличивают увлажнение, затрудняют аэрацию почвы, вызывая ее закисание. Это неблагоприятно влияет на жизнь многих растений.

Роль печеночников в растительном покрове в общем значительно меньше, чем сфагновых и зеленых мхов.

Вопросы по теме «Низшие и высшие растения. Моховидные»:

1. Отличие высших растений от низших.
2. Основные отделы высших растений (вымерших и ныне живущих).
3. Общая характеристика отдела моховидных. Классификация и жизненный цикл развития.

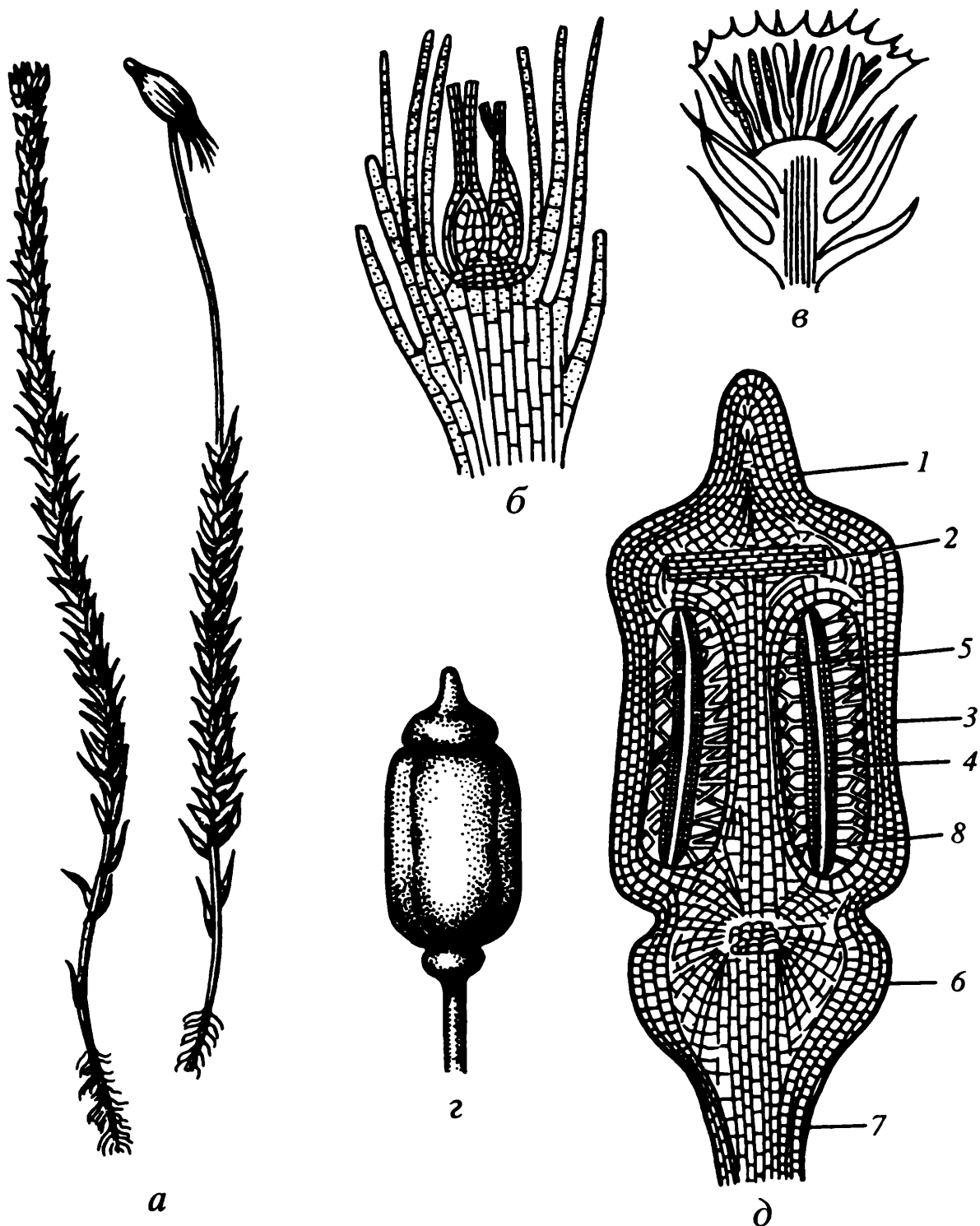


Рис. 41. Кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune*)

а — общий вид гаметофита; *б* — верхушка женского гаметофита (продольный разрез); *в* — верхушка мужского гаметофита; *г* — коробочка спорогона; *д* — продольный разрез коробочки. 1 — крышечка; 2 — эпифрага; 3 — урночка; 4 — спорангий со спорами; 5 — колонка; 6 — апофиза; 7 — ножка; 8 — хлорофиллоносные нити

4. Печеночные мхи. Особенности строения двух подклассов — маршанциевые и юнгерманиевые.
5. Листостебельные мхи. Основные подклассы.
6. Общая характеристика подкласса сфагновые мхи.

7. Анатомо-морфологические особенности сфагновых мхов.
8. Морфология бриевых мхов.
9. Гаметофит и спорофит в жизненном цикле моховидных.
10. Роль моховидных в природе.

Отдел плауновидные – *Lycopodiophyta*

Плауновидные — одна из наиболее древних групп растений. Первые плауновидные были травянистыми растениями. В каменно-угольном периоде появились древовидные виды, но они вымерли и остатки их образовали залежи каменного угля. Большинство плауновидных к настоящему времени вымерли. Сохранились лишь некоторые виды плаунов и селлагинелл.

Все современные представители плауновидных — многолетние травянистые, обычно вечнозеленые растения. Некоторые из них по внешнему виду напоминают зеленые мхи. Листья плауновидных сравнительно мелкие, это типично для данной группы растений. Для плауновидных характерно также дихотомическое (вильчатое) ветвление. На верхушке стеблей многих плауновидных образуются колоски (стробилы), в которых созревают споры.

Среди плауновидных встречаются равноспоровые и разноспоровые растения. У равноспоровых споры морфологически не различаются; при их прорастании образуются обоеполые гаметофиты; у разноспоровых мелкие споры дают начало мужским гаметофитам, несущим антеридии, а крупные — женским, несущим архегонии. В антеридиях образуются дву- или многожгутиковые сперматозоиды, в архегониях — яйцеклетки. После оплодотворения из образовавшейся зиготы вырастает новое поколение — спорофит.

Отдел плауновидные включает два класса: *плауновые* и *полушниковые*. Из класса плауновых рассмотрим порядок плауновых, а из класса полушниковых — порядок селлагинелловые, представители которых живут в настоящее время.

Порядок *плауновые* (*Lycopodiales*) характеризуется равноспоровостью. Он представлен одним семейством — плауновые (*Lycopodiaceae*). В это семейство входит род плаун (*Lycopodium*), насчитывающий около 400 видов. В нашей стране встречается 14 видов плаунов.

Многие плауны — небольшие травянистые растения. Листья их сравнительно мелкие. Вдоль листа проходит срединная жилка, состоящая из трахеид и паренхимных клеток.

Рассмотрим один из видов плауна — плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*). Этот вид имеет широкое распространение, встречается в хвойных (чаще сосновых) лесах на бедных почвах. Плаун — вечнозеленое многолетнее травянистое растение со стелющимся

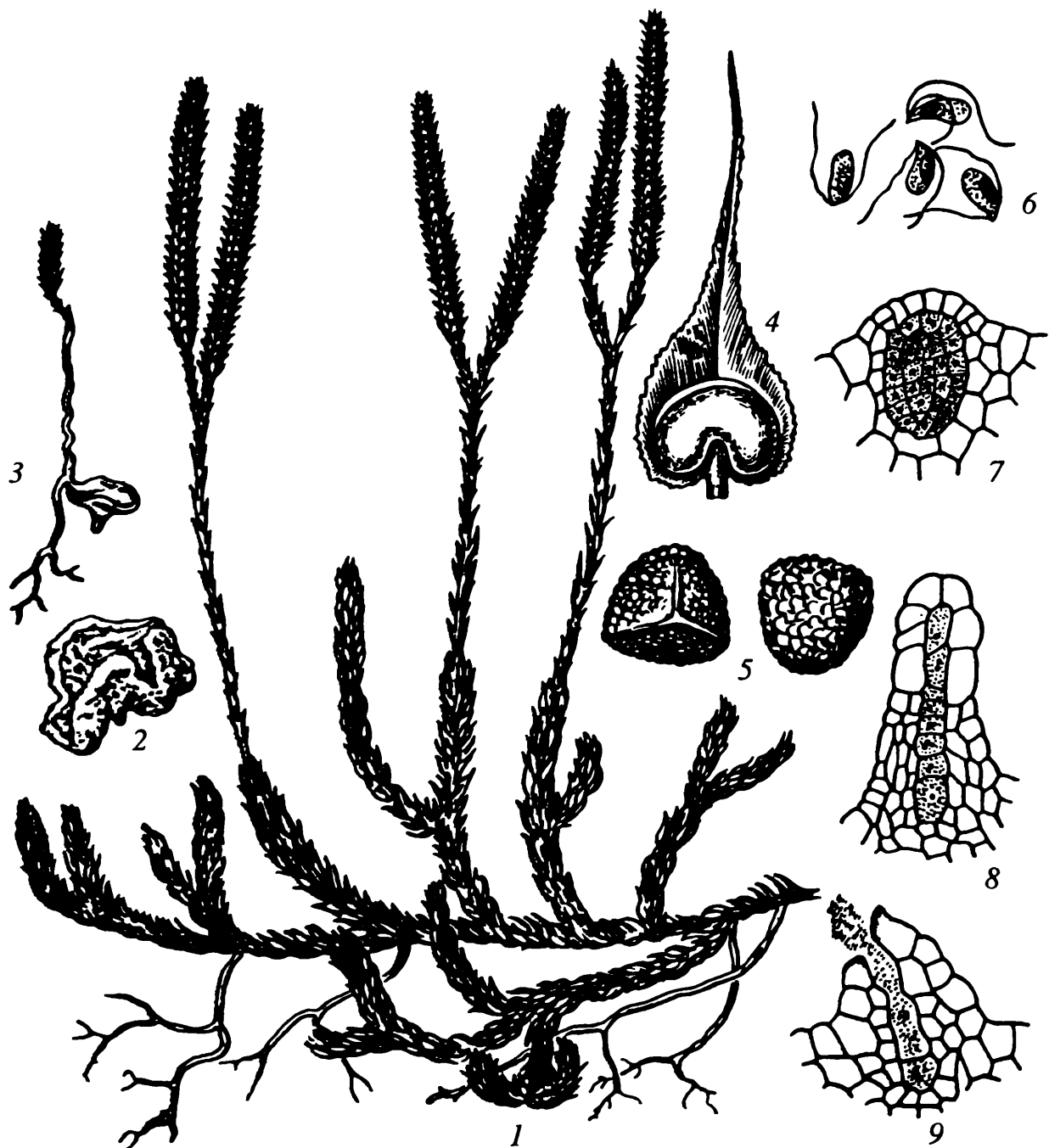


Рис. 42. Плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*)

1 — общий вид спорофита; 2 — заросток; 3 — заросток с молодым спорофитом; 4 — спорофилл со спорангием; 5 — спора с двух сторон; 6 — сперматозоиды; 7 — антеридий; 8 — молодой архегоний; 9 — архегоний после оплодотворения яйцеклетки

стеблем длиной до 1–3 м. На этом стебле образуются приподнимающиеся надземные побеги высотой до 20 см, заканчивающиеся спороносными колосками (рис. 42). Все побеги густо покрыты маленькими шиловидными листьями. В колосках находятся почковидной формы спорангии, в которых образуется большое количество одинаковых мелких спор желтого цвета.

Споры после созревания опадают на почву. При их прорастании образуется заросток (гаметофит). Заросток плауна многолетний, имеет вид маленького клубенька (2–5 мм в поперечнике) с ризоидами. Он

бесцветный, лишен хлорофилла и самостоятельно питаться не может. Его развитие начинается только после проникновения в тело гиф гриба (эндотрофная микориза).

На верхней поверхности заростка, в глубине его ткани образуются антеридии и архегонии. Оплодотворение происходит при наличии воды. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается молодой спорофит, вырастающий в многолетнее вечнозеленое растение.

У плауновых наблюдается ясно выраженная смена поколений. В цикле развития преобладает спорофит. Редукционное деление происходит в спорангии при образовании спор.

Стебли и листья плаунов содержат алкалоиды, в связи с чем широко применяются в медицине. Споры используют в качестве порошка (ликоподия) для присыпок, для обсыпки пилюль, а также в качестве тонкого абразива для шлифовки особо тонкой оптики. Для сохранения запасов плаунов необходимо при заготовках спор аккуратно отрезать лишь спороносные колоски.

Порядок *селагинелловые* (*Selaginellales*), относящийся к классу полушниковые, характеризуется разнospоровостью. Он представлен одним семейством *селагинелловые* (*Selaginellaceae*). В роде *селагинелла* (*Selaginella*) насчитывается почти 700 видов, в основном произрастающих в тропических и субтропических областях. В нашей стране встречается восемь видов этого рода. Селагинеллы очень разнообразны по внешнему виду. Большинство их — небольшие, обычно ползучие травянистые растения. Листья простые, цельные, мелкие длиной до 5 мм. Бесполое размножение с помощью спор является основным способом размножения селагинелл.

Рассмотрим подробнее селагинеллу селаговидную (*Selaginella selaginoides*). Это растение имеет короткие ползучие стебли, покрытые удлинённо-яйцевидными листьями (рис. 43). На верхушке побега образуются спороносные колоски. В отличие от плаунов у селагинелл в одном и том же колоске имеются спорангии двух типов. Одни из них более крупные (мегаспорангии) и содержат четыре крупные споры (мегаспоры). Другие спорангии мельче (микроспорангии), в них находятся многочисленные микроспоры.

Микроспора при прорастании образует сильно редуцированный мужской заросток, на котором развивается один антеридий. Из мегаспоры вырастает женский заросток, на котором развиваются немногочисленные архегонии. Передвижение сперматозоидов происходит в воде после дождя или росы. Из оплодотворенной яйцеклетки со временем вырастает взрослое растение селагинеллы.

Таким образом, у селагинеллы образуются споры двух видов — микроспоры и мегаспоры — и развиваются однополые заростки. Заростки, особенно мужские, сильно редуцированы, что является основным

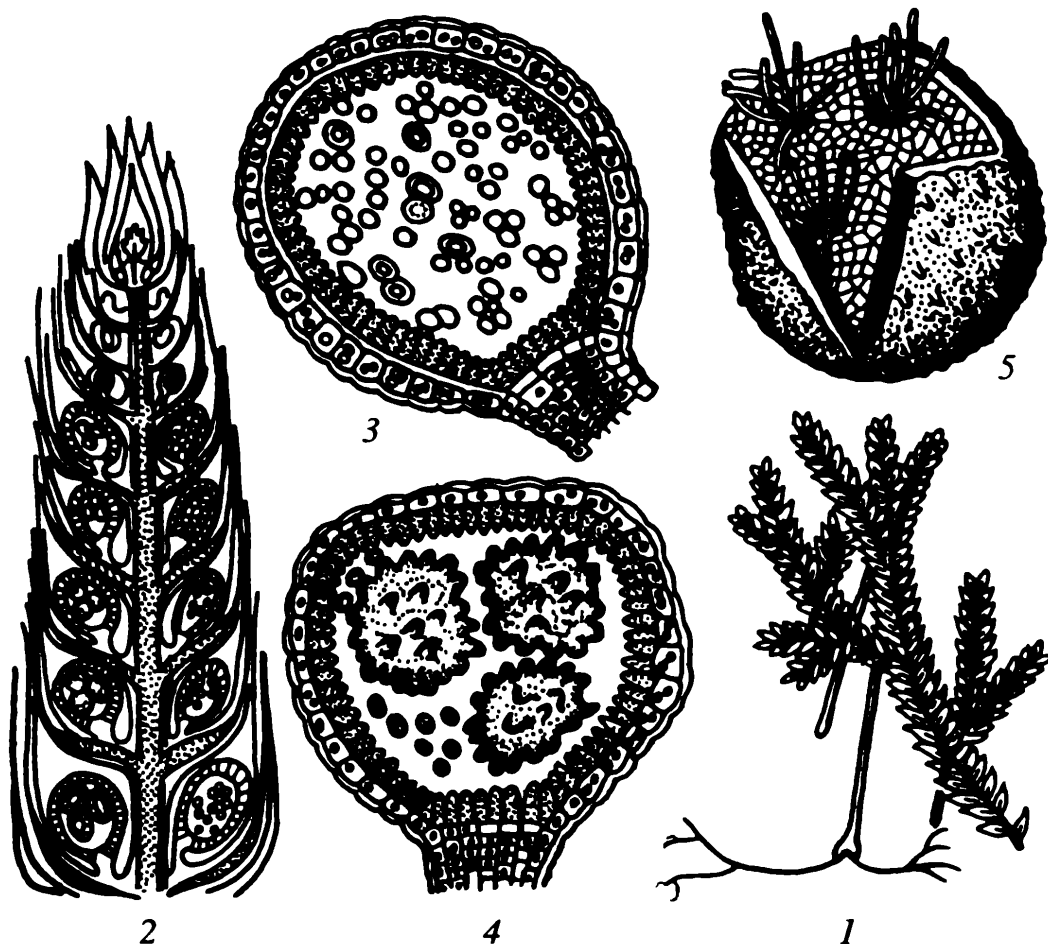


Рис. 43. Селагинелла (*Selaginella*)

1 – общий вид спорофита; 2 – колосок; 3 – микроспорангий; 4 – мегаспорангий; 5 – проросшая мегаспора с женским заростком (гаметофитом)

направлением эволюции высших растений. Это хорошо прослеживается в других отделах высших растений. Селагинеллы мало используются человеком.

Отдел псиловидные – *Psilotophyta*

Отдел псиловидные насчитывает 12 видов. Он включает два рода: псилот (*Psilotum*) и тмезиптерис (*Tmesipteris*). Представители этих родов распространены вне пределов нашей страны, в тропиках и субтропиках. Они просто устроены и напоминают риниофиты. В их строении сохранились чрезвычайно примитивные черты, которые свидетельствуют об их очень древнем происхождении.

Спорофит псилота не имеет корней и листьев. Он состоит из дихотомически ветвящейся надземной части с мелкими чешуевидными выростами и разветвленной системы корневищ с многочисленными ризоидами.

Псилот – растение равноспоровое. Споры образуются в спорангиях, расположенных на концах коротких боковых ветвей. Из споры

вырастает подземный гаметофит, на поверхности которого расположены антеридии и архегонии. Сперматозоиды многожгутиковые, и чтобы достичь яйцеклетки, им необходима вода.

Тмезиптерис сходен с псилотом, отличаясь от него более крупными листовидными придатками.

Вопросы по теме «Псилотовидные. Плауновидные»:

1. Псилотовидные. Особенности их морфологии и жизненный цикл.
2. Общая характеристика плауновидных. Особенности их морфологии.
3. Морфология представителей класса плауновых и их жизненный цикл.
4. Морфология представителей класса полушниковых и их жизненный цикл.
5. Спорофит и гаметофит в жизненном цикле плауновых.
6. Равноспоровые и разноспоровые плауновидные.

Отдел хвощевидные – *Equisetophyta*

Для хвощевидных характерно расчленение стебля на четко выраженные междоузлия и на узлы с мутовчато расположенными листьями.

В настоящее время хвощевидные представлены на Земле одним классом *хвощевые (Equisetopsida)*, включающим один порядок *хвощевые (Equisetales)* и одно семейство *хвощевые (Equisetaceae)*. В этом семействе только один род — хвощ (*Equisetum*). Хвощ насчитывает около 30 видов, из них 17 встречается в нашей флоре (болота, леса, луга, пашни и др.).

Хвощевидные достигли наибольшего развития в каменноугольном периоде. Тогда многие из них были представлены крупными деревьями. Позже древовидные формы вымерли. Отмершие остатки их дали начало залежам каменного угля. Вымерли также и многие травянистые формы.

Современные хвощи — многолетние корневищные травы, имеющие стебель высотой до нескольких десятков сантиметров. В узлах стебля имеются мутовки ветвей. Мелкие чешуевидные листья срастаются влагалищами в трубку. Функцию фотосинтеза выполняют зеленые побеги. Некоторые побеги заканчиваются спороносным колоском (стробилом), состоящим из спорангиев. Современные хвощи — растения равноспоровые.

Половое поколение (гаметофит) у современных хвощей представлено одно- или обоеполыми недолговечными, очень маленькими, зелеными заростками величиной в несколько миллиметров. На них образуются антеридии и архегонии. В антеридиях развиваются многожгутиковые сперматозоиды, а в архегониях — яйцеклетки. Оп-

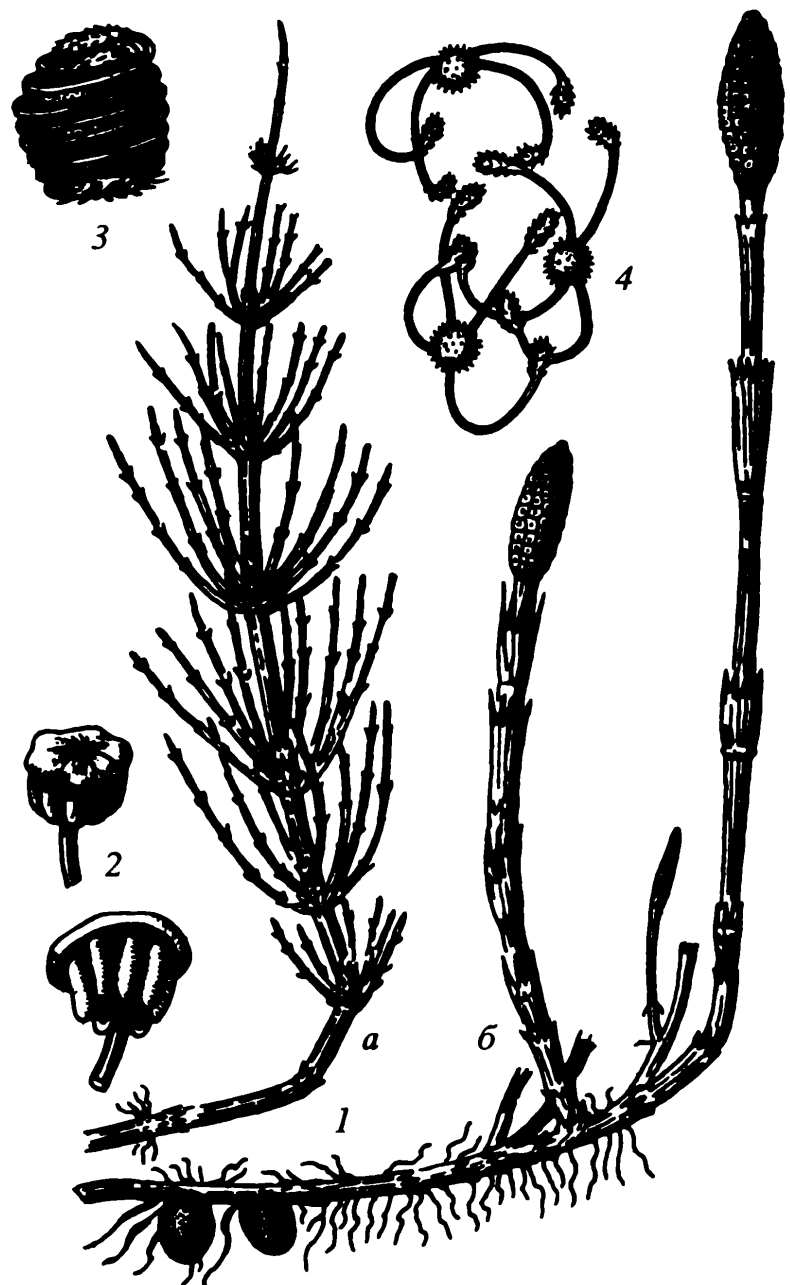
лодотворение происходит при наличии капельно-жидкой воды, из зиготы вырастает новое бесполое поколение — спорофит.

Строение хвощей и их жизненный цикл можно рассмотреть на примере хвоща полевого (*Equisetum arvense*). Это многолетнее корневищное растение, произрастающее на полях, лугах и залежах (рис. 44). Из корневища ранней весной появляются розовато-бурые, короткие, прямые побеги, на верхушке которых образуется спороносный колосок. На оси колоска расположены спорофиллы, имеющие вид шестигранных щитков на ножках. На спорофиллах размещаются спорангии, внутри которых находятся споры.

Внешне все споры одинаковы. Каждая имеет два придатка в виде узких лент, носящих название элатер. Морфологически споры одинаковы, но отличаются физиологически. Одни из них, прорастая, дают мужские заростки, другие — женские.

Рис. 44. Хвощ полевой (*Equisetum arvense*)

1 — общий вид спорофита;
2 — спорофилл (щиток с верхней и нижней стороны); 3 — шаровидная спора с закрученными элатерами; 4 — споры с раскрученными элатерами; а — вегетативные побеги с мутовчато расположенными боковыми веточками; б — спороносные побеги (весенние)



Мужской заросток представляет собой маленькую зеленую пластинку, расчлененную на лопасти и прикрепленную ризоидами к почве. На концах лопастей развиваются антеридии, содержащие многожгутиковые сперматозоиды. Женский заросток крупнее, он несет архегонии. Оплодотворение происходит при наличии влаги. Из зиготы развивается многолетний спорофит. Весной от корневищ хвоща полевого развиваются зеленые вегетативные побеги, лишенные колосков.

Другие виды хвоща имеют только один тип побега. Он одновременно и спороносный, и ассимилирующий.

Практическое значение хвощей невелико.

Отдел папоротниковидные – *Polypodiophyta*

Папоротниковидные – древние растения. Значительная часть их к настоящему времени вымерла. В наши дни папоротниковидные намного превосходят по числу видов все другие группы современных споровых сосудистых растений; известно более 10 тыс. видов. В нашей флоре насчитывается около 100 видов.

Представители этого отдела очень разнообразны по внешнему виду, жизненным формам, условиям обитания. Среди них много травянистых многолетних растений, есть и деревья. Тропические древовидные папоротники бывают до 25 м высотой, а диаметр ствола достигает 50 см. Среди травянистых видов есть очень мелкие растения размером в несколько миллиметров.

В отличие от плауновидных и хвощевидных для папоротниковидных характерна крупнолистность (макрофиллия). Листья папоротников имеют стеблевое происхождение. Это подтверждается их верхушечным ростом. Размеры листьев папоротников колеблются от нескольких миллиметров до 30 см. Разнообразны их форма и строение. Листья многих папоротников совмещают функции фотосинтеза и спороношения. У некоторых видов (например, *страусник*) бывает два типа листьев: фотосинтезирующие и спороносные. Листовые пластинки довольно часто перистые, нередко многократно рассеченные.

Большинство лесных папоротников умеренных областей имеют мясистые корневища, образующие каждый год новые розетки листьев. Обычно у папоротников листья по массе и размерам преобладают над стеблем.

Почти все папоротники, за исключением водных, – растения равноспоровые. Спорангии их часто располагаются на нижней поверхности обычных листьев и собраны в кучки, называемые *сорусами*. Споры папоротников дают начало свободноживущим обоеполым заросткам (гаметофитам), несущим антеридии и архегонии. Для оплодотворения

необходимо наличие капельно-жидкой воды, в которой могут передвигаться многожгутиковые сперматозоиды.

Из оплодотворенной яйцеклетки развивается спорофит. По мере роста спорофит становится независимым органом, а гаметофит отмирает.

Отдел папоротниковидных разделяют на семь классов. Из них четыре класса представлены исключительно ископаемыми формами, которые по своему облику отличались от типичных папоротников.

Современные папоротники относятся к следующим классам: *офиоглоссопсиды* (ужовниковые), *мараттиопсиды* и *полиподиопсиды*. Последний класс подразделяется на три подкласса: полиподииды, марсилеиды и сальвиниииды.

Подробнее рассмотрим папоротник *щитовник мужской* (*Dryopteris filix-mas*), который по общему плану строения и циклу развития типичен для папоротников (рис. 45). Щитовник мужской образует толстое

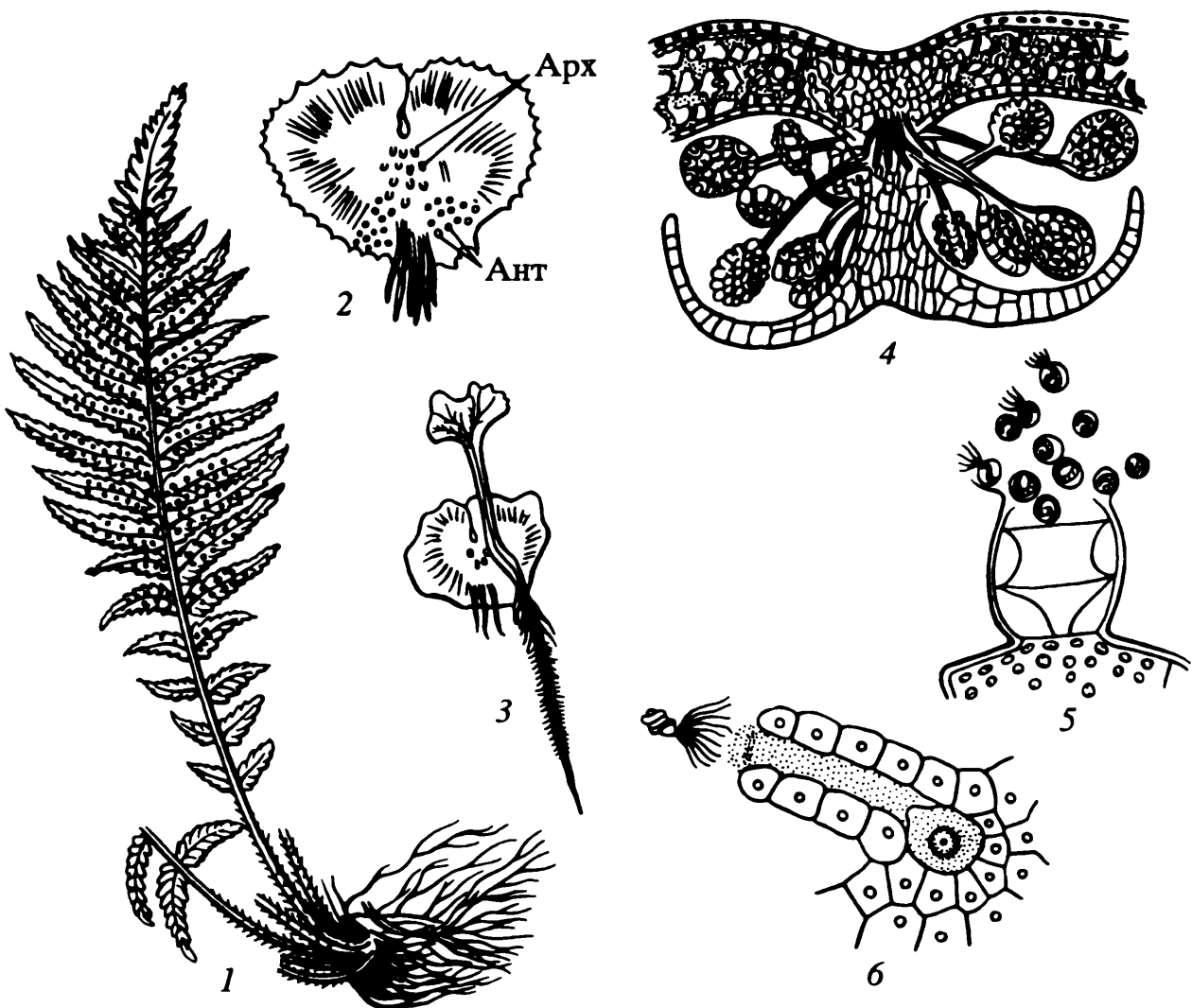


Рис. 45. Щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*)

1 – общий вид спорофита (многие листья удалены); 2 – заросток до оплодотворения; 3 – заросток после оплодотворения с проростком спорофита; 4 – сорус (под покрывальцем – спорангии); 5 – антеридий (Ант) и сперматозоиды; 6 – архегоний (Арх)

ползучее корневище, на конце которого ежегодно появляется розетка крупных двоякоперисторассеченных листьев. Молодые листья на конце улиткообразно свернуты, они растут верхушкой (как стебель). От корневищ отходят придаточные корни.

На нижней поверхности листьев летом образуются округлые сорусы, представляющие собой кучки спорангиев. Внутри спорангия возникают одинаковые споры. Щитовник мужской — типичный равноспоровый папоротник. Попадая на землю, спора прорастает и образуется заросток. Он представляет собой сердцевидную зеленую пластинку размером около 1 см. На нижней поверхности заростка появляются архегонии и антеридии. В антеридиях развиваются спирально закрученные многожгутиковые сперматозоиды. Оплодотворение происходит при наличии воды. Из оплодотворенной яйцеклетки постепенно вырастает многолетний крупный спорофит (рис. 45, 3).

Особый интерес представляют разнospоровые водные папоротники. Это немногочисленная группа. Примером может служить сальвиния плавающая (*Salvinia natans*), относящаяся к порядку сальвиниевые (*Salviniales*) подкласса сальвиниид. Это маленькое плавающее на воде растение.

Мужские и женские гаметофиты формируются из микро- и мегаспор, которые образуются в микро- и мегаспорангиях. Мужской гаметофит, появляющийся из микроспоры, сильно редуцирован. Женский гаметофит созревает внутри мегаспоры, он многоклеточный. После оплодотворения развивается многолетний спорофит. Процесс прорастания спор, оплодотворение и развитие спорофита происходят в воде.

Практическое значение папоротников невелико. Молодые листья некоторых травянистых, а также сердцевину древовидных папоротников употребляют в пищу. Некоторые папоротники являются лекарственными растениями.

У папоротниковидных, хвощей и плаунов половое размножение может осуществляться лишь при наличии воды в момент оплодотворения.

Вопросы по теме «Хвощевидные. Папоротниковидные»:

1. Общая характеристика хвощевидных. Особенности морфологии хвощей.
2. Спорофит и гаметофит в жизненном цикле хвощевидных.
3. Общая характеристика папоротниковидных. Основные классы.
4. Особенности морфологии папоротников.
5. Равноспоровые и разнospоровые папоротники.

Дальнейшая эволюция высших растений пошла по пути обеспечения независимости полового размножения от наличия воды. Эта возможность реализовалась у семенных растений. Здесь продолжается общее направление эволюционного развития спорофитной линии — прогрессивное развитие спорофита и дальнейшая редукция гаметофита. Наиболее сложного строения спорофит достигает у покрытосеменных растений.

Среди высших растений только два отдела характеризуются наличием семени: голосеменные и покрытосеменные. Семя определило господство семенных растений в современной флоре, так как внутри него уже находится зародыш спорофита и оно содержит значительный запас питательных веществ для начальных этапов его развития.

Семенные растения являются разноспоровыми. У них образуются микроспоры, дающие начало мужскому гаметофиту, и мегаспоры, дающие начало женскому гаметофиту.

Мегаспоры семенных растений развиваются в особых образованиях — семязачатках (семяпочках), которые представляют собой мегаспорангии. Мегаспора постоянно находится внутри мегаспорангия. В мегаспоре созревает женский гаметофит, происходят оплодотворение и развитие зародыша. Все это обеспечивает независимость оплодотворения от капельно-жидкой воды.

В процессе развития семязачаток превращается в семя. В семени содержится зародыш — очень маленький спорофит. У него есть корешок, почечка и зародышевые листья (семядоли). Достаточный запас питательных веществ в семени обеспечивает первые стадии развития зародыша. Таким образом, семена обеспечивают более надежное расселение растений, чем споры.

Отдел голосеменные – *Pinophyta*, или *Gymnospermae*

Голосеменные — это вечнозеленые, реже листопадные деревья или кустарники, редко лианы. Листья голосеменных сильно варьируют по форме, размерам, по морфологическим и анатомическим особенностям. Так, по форме листья бывают чешуевидными, игольчатыми, перистыми, дваждыперистыми и др.

Для голосеменных характерны открытое расположение семязачатков (отсюда название отдела — голосеменные), размножение посредством семян, дальнейшая редукция гаметофита, наличие архегониев.

Голосеменные относятся к разноспоровым растениям. Микроспоры образуются в микроспорангиях, находящихся на микроспорофиллах, а мегаспоры — в мегаспорангиях, образующихся на мегаспорофиллах. Микро- и мегаспорофиллы, прикрепленные к оси,

представляют собой укороченный спороносный побег (стробил). Строение стробиллов у голосеменных разнообразно.

Отдел голосеменные включает шесть классов, причем классы семенные папоротники (*Pteridospermae*) и беннеттитовые (*Bennettitopsida*) полностью вымерли. Ныне живущие голосеменные, насчитывающие около 700 видов, относятся к классам саговниковые (*Cycadopsida*), гнетовые (*Gnetopsida*), гинкговые (*Ginkgoopsida*) и хвойные (*Pinopsida*).

Класс *семенные папоротники* наибольшего развития достиг в каменноугольный период. Растения этого класса полностью вымерли в триасовом периоде. Они были представлены деревьями и лианами. Древовидные формы их напоминали современные древовидные папоротники. В отличие от современных папоротников они размножались посредством семян.

Семенные папоротники имели крупные, преимущественно перистые листья. Ассимилирующие листья резко отличались от спороносных (спорофиллов). Последние были двух типов: микроспорофиллы и мегаспорофиллы.

От семенных папоротников произошли примитивные группы голосеменных растений, которые характеризуются настоящими стробилами, или шишками (беннеттитовые, саговниковые).

Класс *беннеттитовые* — полностью вымершие растения. Они были в основном представлены древовидными формами. Многие из них имели стройные высокие стволы, увенчанные крупными перистыми листьями.

У многих беннеттитовых были обоеполые стробилы, напоминающие по строению цветков современных покрытосеменных растений. Микроспорофиллы в большом количестве располагались по периферии стробила, а редуцированные мегаспорофиллы — в центре стробила. Каждый мегаспорофилл имел по одному семязачатку. В семенах беннеттитовых находился зародыш, заполнявший все семя.

По внешнему виду беннеттитовые сходны с саговниковыми, и считается, что эти два класса произошли от семенных папоротников.

Класс *саговниковые* — некогда широко распространенная группа растений. В настоящее время этот класс насчитывает около 120 видов, встречающихся в тропических и субтропических районах земного шара. Саговниковые — это древовидные растения, внешне несколько напоминающие пальмы. Листья их крупные, жесткие, вечнозеленые (рис. 46). У большинства саговниковых спорофиллы собраны в стробилы (шишки), которые образуются на конце ствола среди листьев. Саговниковые — растения двудомные. Мужские и женские стробилы появляются на разных особях.

Познакомиться с саговниковыми можно на примере *саговника поникающего* (*Cycas revoluta*), широко распространенного в Восточной

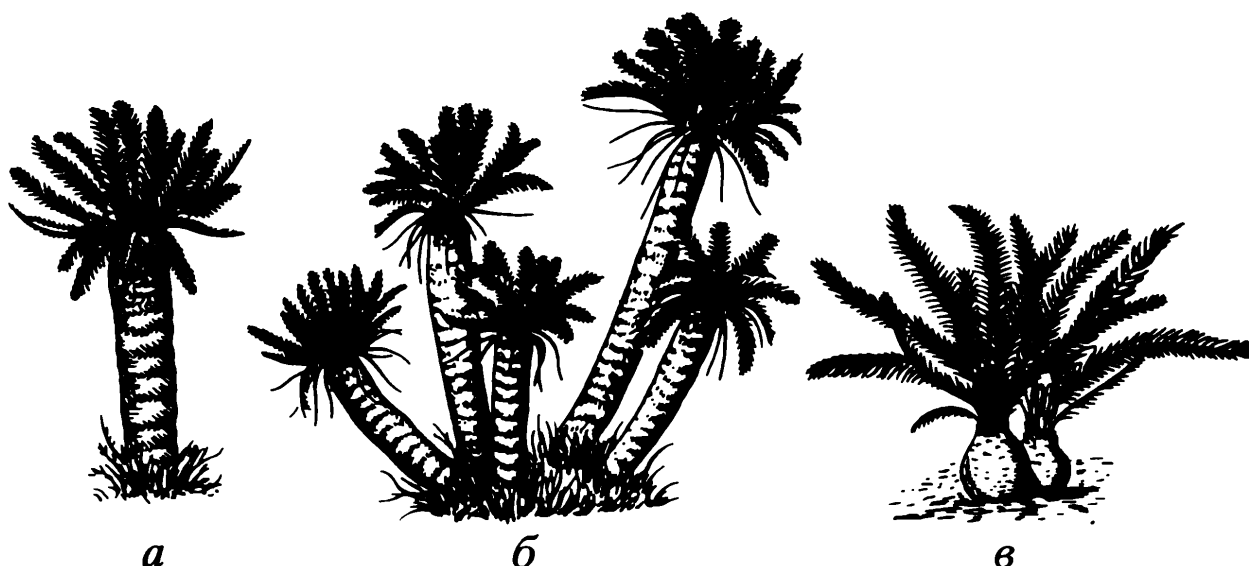


Рис. 46. Саговниковые

а — саговник поникающий (*Cycas revoluta*); *б* — энцефалартос превосходный (*Encephalartos princeps*); *в* — женское и мужское растения макрозамии спиральной (*Macrozamia spiralis*)

Азии. Это дерево с колоннообразным стволом высотой до 3 м. На верху ствола крона перистых листьев длиной до 2 м (рис. 46, *а*). У мужских экземпляров образуются мужские стробилы длиной 50–70 см.

Микроспоры высыпаются из микроспорангиев и переносятся ветром на семяпочку, где идет дальнейшее развитие мужского заростка.

Мегаспорофиллы у всех видов рода саговник располагаются в небольшом числе на верхушке стебля, чередуясь с вегетативными листьями. Мегаспорофиллы перистые, отличаются от вегетативных листьев меньшей величиной, окрашены в желтый или красноватый цвет. В нижней части мегаспорофилла, на его разветвлениях, размещены мегаспорангии (семяпочки). Они крупные, длиной до 5–6 см.

В центре семяпочки находится многоклеточная ткань — эндосперм (женский заросток), в верхней части его образуются два архегония с крупными яйцеклетками. Оплодотворение производят подвижные сперматозоиды, имеющие многочисленные жгутики. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш. Он имеет все части, присущие взрослому растению: первые листья (семядоли) и зачаточный стебель (подсемядольное колено), переходящий в корень.

Таким образом, у саговниковых половое поколение сильно редуцировано. Мужской гаметофит сведен до трех клеток, две из которых представляют собой антеридий. Женский гаметофит — это мелкое образование, находящееся внутри макроспорангия на спорофите. Женский гаметофит потерял способность существовать самостоятельно.

К классу *гнетовые* относятся представители трех родов: эфедра (*Ephedra*), вельвичия (*Welwitschia*) и гнетум (*Gnetum*).

Класс гнетовые характеризуется следующими общими признаками: наличием покровов, похожих на околоцветник вокруг микроспорофиллов и мегаспорофиллов; дихазальным ветвлением собраний стробилов; двусемядольными зародышами; наличием сосудов во вторичной ксилеме; отсутствием смоляных ходов.

В роде эфедра насчитывается 40 видов, произрастающих в засушливых и пустынных областях Земного шара. Большинство видов эфедры представлено низкими, сильно ветвистыми кустарниками, напоминающими хвощи.

Эфедра — растение двудомное, реже однодомное. На мужских экземплярах образуются микростробилы, на женских — мегастробилы. На верхушке мегастробила находится семязачаток, или семяпочка (мегаспорангий). Из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш, а из семязачатка — семя, окруженное сочным, окрашенным в красный цвет наружным покровом.

Род вельвичия представлен единственным видом — вельвичией удивительной (*Welwitschia mirabilis*), обитающей в пустынях юго-западной части Африки. Вельвичия имеет довольно длинный корень, короткий и толстый стебель. В верхней части от стебля отходят два супротивных лентовидных листа длиной до 2–3 м, лежащих на земле. Вельвичия — растение двудомное. Микро- и мегастробилы, образуя сложные ветвистые собрания, возникают непосредственно над основаниями листьев, как бы в их пазухе. Зрелый зародыш окружен эндоспермом и имеет две семядоли, подсемядольное колено, первичный корень и ножку.

Род гнетовых насчитывает около 30 видов. Они произрастают во влажных тропических лесах. Это небольшие деревья, кустарники и лианы. Они имеют широкие кожистые листья, расположенные супротивно.

Растения двудомные. Микростробилы сережковидные, сложные. На оси мегастробила, имеющего вид удлинённой сережки, расположены семяпочки (мегаспорангий). После оплодотворения развивается зародыш, имеющий две семядоли. Семяпочки превращаются в ярко-розовые семена.

Единственным современным представителем класса *гинкговые* является древнее реликтовое растение — гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*). Это листопадное дерево, достигающее высоты более 30 м и имеющее диаметр ствола более 3 м. Листья гинкго черешковые, пластинка веерообразной формы, на верхушке обычно двулопастная.

Гинкго — растение двудомное. Микростробилы сережковидные. Семязачатки обычно в числе двух развиваются на мегастробилах. Внутри каждого семязачатка появляются два архегония. Сперматозоиды подвижные. Один из них оплодотворяет яйцеклетку. Из семязачатка

образуется семя, которое по своему строению напоминает плод сливы. Наружный слой оболочки, покрывающий семя, сочный, под ним расположены твердая каменистая оболочка и внутренний тонкий слой. Зародыш состоит из корешка, стебелька и двух семядолей.

Класс *хвойные* включает два подкласса: кордаитовые (*Cordaitales*) и хвойные (*Pinidae*). Кордаитовые — давно вымершие растения. Наибольшего развития они достигали в каменноугольный период. Кордаиты были крупными деревьями с моноподиально ветвящимся стеблем и высоко расположенной кроной. Между листьями на ветвях находились репродуктивные органы — сложные сережковидные собрания стробилов.

Хвойные — наиболее обширный и богатый представителями подкласс среди всех голосеменных. По своему значению в природе и в жизни человека эта группа занимает второе место после цветковых растений. В настоящее время хвойные насчитывают около 560 видов, относящихся к 55 родам и 7 семействам. Они образуют леса на обширных пространствах северной Евразии и Северной Америки, встречаются в умеренных областях Южного полушария. По своей древности хвойные превосходят все ныне живущие группы семенных растений, они известны с карбона.

Все хвойные — только деревья и кустарники. Листья их, как правило, многолетние, игловидные или чешуевидные. У некоторых хвойных они собраны в пучки, у других — одиночные. Большинство хвойных — растения вечнозеленые, но встречаются и листопадные (лиственница).

Анатомическое строение стеблей хвойных довольно однообразно. Древесина на 90—95% состоит из трахеид. В коре и древесине многих видов хвойных содержится много горизонтальных и вертикальных смоляных ходов.

Стробилы хвойных исключительно раздельнополые. Растения бывают однодомные, реже двудомные. По форме и величине стробилов сильно варьируют.

Особенности размножения хвойных рассмотрим на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Это стройное дерево, достигающее высоты 40 м. На концах ветвей сосны находятся почки, которые ежегодно дают начало новым побегам.

Весной у основания некоторых молодых побегов образуются собрания зеленовато-желтых мужских шишек — стробилов. На оси мужской шишки расположены микроспорофиллы, на нижней поверхности каждого находятся два микроспорангия (пыльцевых мешка). Внутри микроспорангиев после редукционного деления образуются микроспоры. Микроспора начинает прорастать внутри микроспорангия и в конечном счете превращается в пыльцевое зерно, имеющее две клетки: вегетативную и генеративную (в последней находятся две

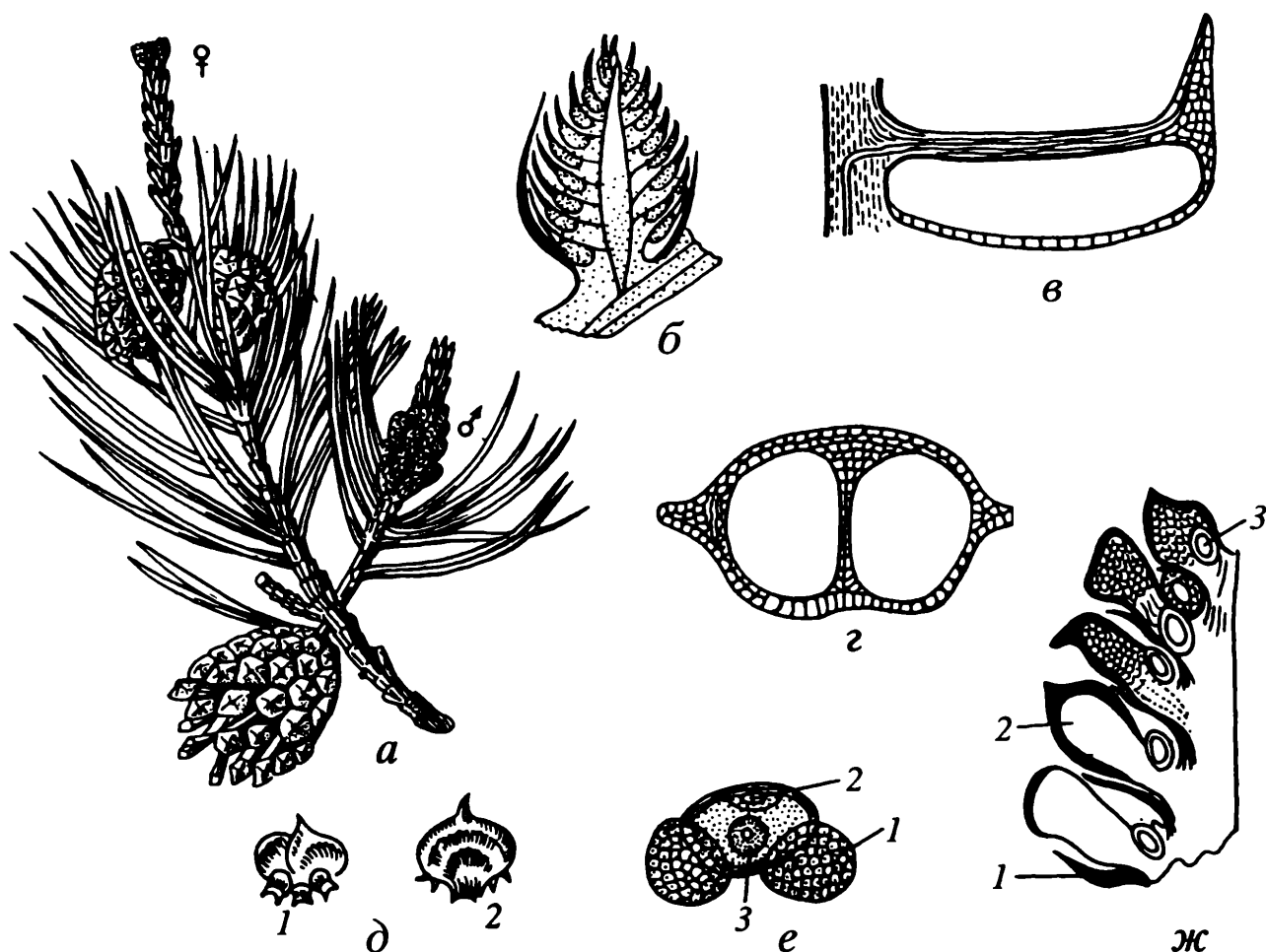


Рис. 47. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*)

а — ветка с шишками; *б* — продольный разрез мужской шишки; *в* — продольный разрез микроспорофилла со спорангием; *г* — поперечный разрез микроспорофилла с двумя микроспорангиями; *д* — макроспорофилл (1 — с внутренней стороны, 2 — с наружной стороны); *е* — микроспора (1 — воздушный мешок, 2 — антеридиальная клетка, 3 — вегетативная клетка); *ж* — строение женской шишки (продольный разрез: 1 — кроющая чешуя, 2 — семенная чешуя, 3 — семяпочка)

мужские гаметы — спермии). Пыльцевое зерно (пыльца) покидает микроспорангий (пыльник). Зрелая пыльца сосны имеет две оболочки: наружную — экзину, внутреннюю — интину. Экзина образует два воздушных мешка, способствующих переносу пыльцы ветром (рис. 47).

Мегастробилы называются женскими шишками. Они собраны по 1–3 на концах молодых побегов. Каждая шишка представляет собой ось, от которой во все стороны отходят чешуи двух типов: бесплодные (кроющие) и семенные. На каждой семенной чешуе с внутренней стороны образуется по два семязачатка (рис. 47). Семязачаток сверху покрыт интегументом (покровом), под ним находится нуцеллус, а в центре семязачатка развивается эндосперм, или заросток (женский гаметофит). Он образуется из мегаспоры, и его клетки имеют гаплоидный набор хромосом. В верхней части эндосперма закладываются два архегония с крупными яйцеклетками.

После процесса опыления начинается процесс оплодотворения. Период между опылением и оплодотворением длится около года. Из вегетативной клетки пыльцевого зерна вырастает длинная пыльцевая трубка, продвигающаяся к архегонию. Два спермия по пыльцевой трубке перемещаются к яйцеклетке. Кончик пыльцевой трубки, достигший яйцеклетки, разрывается и освобождает спермии. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой, а другой погибает. В результате оплодотворения образуется диплоидная зигота, а из нее возникает зародыш.

Зрелый зародыш состоит из подвеска, первичного корешка, стебелька и семядолей (рис. 48). Образование подвеска — одна из отличительных особенностей всех хвойных. Параллельно с развитием зародыша происходит превращение покрова (интегумента) семязачатка в кожуру семени. Весь же семязачаток превращается в семя. После созревания семян чешуйки шишек расходятся и семена высыпаются. Зрелое семя имеет прозрачное крылышко.

Подкласс хвойные включает семь порядков, два из них вымерли. В настоящее время существуют следующие: араукариевые, подокарповые, сосновые, кипарисовые и тиссовые. Остановимся на характеристике трех последних порядков, представители которых имеют наибольшее распространение.

Порядок *сосновые* (*Pinales*) представлен одним семейством — сосновые (*Pinaceae*). В этом семействе 10 родов и около 250 видов. Наиболее крупные роды: сосна (*Pinus*), ель (*Picea*), пихта (*Abies*) и лиственница (*Larix*); они насчитывают по несколько десятков видов.

Самым большим в этом семействе является род сосна. Он насчитывает около 100 видов. В нашей стране широко распространена сосна обыкновенная, хвоинки которой собраны в пары. В азиатской части страны довольно часто встречается сосна сибирская, или кедровая, у которой хвоинки собраны в пучки по пять. Сосна сибирская дает ценную древесину и съедобные семена — так называемые кедровые орешки.

К роду ель относятся около 50 видов, обитающих в Северном полушарии. Это высокие стройные деревья. Для елей характерна пирамидальная форма кроны. Хвоинки четырехгранные, на конце заостренные. В нашей стране наиболее широко распространены два вида ели: европейская (*Picea abies*) и сибирская (*Picea obovata*).

Род пихта насчитывает 45 видов, обитающих в Северном полушарии. Это крупные высокие деревья. Внешне похожи на ель, но их хвоинки плоские, мягкие, с двумя полосками воскового налета на нижней стороне. В нашей стране широко распространена пихта сибирская (*Abies sibirica*). Она растет преимущественно в южных районах Западной Сибири и на севере-востоке европейской части страны.

Род лиственница представлен 25 видами, которые обитают в Северном полушарии. Это крупные прямоствольные деревья, на зиму

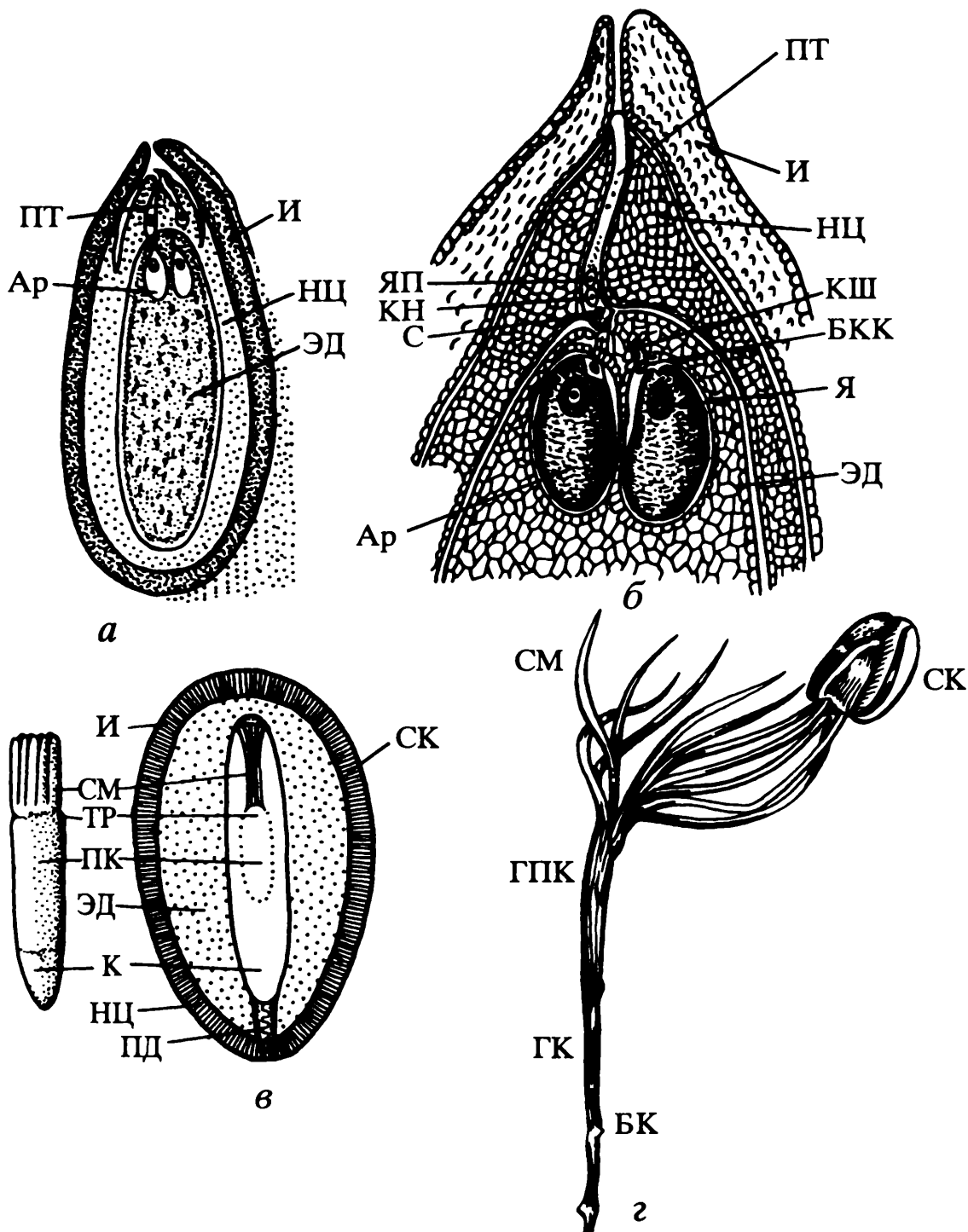


Рис. 48. Строение семяпочки, образование зародыша и прорастание семени сосны
 а – продольный разрез семяпочки; б – верхняя часть семяпочки на втором году развития; в – строение семени сосны; г – прорастание семени. И – интегумент; НЦ – нуцеллус; ЭД – эндосперм; Ар – архегоний; ПТ – пыльцевая трубка; Я – яйцеклетка; БКК – брюшная канальцевая клетка; КШ – клетка шейки архегония; С – мужские гаметы – спермии; ЯП – ядро пыльцевой трубки; КН – остаток клетки ножки антеридия; СМ – семядоли; ТР – точка роста зародыша; ПК – подсемядольное колено; К – корешок; ПД – подвесок; СК – семенная кожура; ГПК – гипокотиль; ГК – главный корень; БК – боковые корни

сбрасывающие свою хвою. Хвоинки лиственниц мягкие, плоские. Они располагаются пучками на укороченных побегах и поодиночке на удлиненных побегах. В нашей стране наиболее распространены лиственница сибирская (*Larix sibirica*) и лиственница даурская (*Larix dahurica*).

Порядок *кипарисовые* (*Cupressales*) представлен двумя семействами. Семейство *таксодиевые* (*Taxodiaceae*) в настоящее время включает 10 родов и 14 видов. Современные таксодиевые — крупные деревья, реже кустарники. Среди них следует упомянуть секвойядендрон гигантский, или мамонтово дерево (*Sequoiadendron giganteum*), — одно из самых крупных и долгоживущих растений мира. Интересен также таксодиум двурядный, или болотный кипарис (*Taxodium distichum*). Он произрастает по берегам рек и на болотах юго-востока Северной Америки. У этого дерева горизонтальные корни образуют вертикальные выросты конической или бутылковидной формы — дыхательные корни (пневматофоры) высотой до 1–2 м.

Семейство *кипарисовые* (*Cupressaceae*) включает 19 родов и около 130 видов, широко распространенных в Южном и Северном полушариях. Кипарисовые — вечнозеленые кустарники и деревья. Листья их чешуевидные или игловидные, мелкие, расположены супротивно или в мутовках по три, редко по четыре.

Довольно много видов содержит род кипарис и можжевельник. Виды кипариса — однодомные вечнозеленые деревья с пирамидальной или раскидистой кроной, реже кустарники. В культуре наиболее известен пирамидальный кипарис. Род можжевельник представлен небольшими вечнозелеными деревьями или кустарниками, иногда стелющимися. Листья игловидные или чешуевидные. У можжевельников после оплодотворения чешуи мегаспорофиллов становятся мясистыми, срастаются между собой, образуя так называемую *шишкоягоду*.

Можжевельники широко распространены. Они светолюбивы, засухоустойчивы, морозостойки и нетребовательны к почвенным условиям.

Порядок *тиссовые* (*Taxales*) включает вечнозеленые деревья и кустарники. Род тисс представлен восемью видами. В нашей стране наиболее распространен тисс ягодный, или обыкновенный (*Taxus baccata*), имеющий плоские хвоинки. Это дерево имеет твердую и тяжелую древесину, почти не поддающуюся гниению. Семена окружены ярко-красной мясистой кровелькой, что делает их похожими на ягоды. Тисс ягодный — самое теневыносливое дерево из всех хвойных.

Вопросы по теме «Голосеменные»:

1. Общая характеристика голосеменных.
2. Чем определяется название отдела голосеменные?
3. Основные классы отдела (вымершие и ныне живущие) и их представители.
4. Общая характеристика класса хвойные. Подкласс хвойные и его основные порядки и представители.
5. Особенности морфологии и анатомии хвойных.
6. Строение мужских и женских шишек (на примере сосны).
7. Строение семяпочки и пыльца (на примере сосны).
8. Процесс опыления, оплодотворения и образование семени (на примере сосны).
9. Строение зародыша (на примере сосны).
10. Спорофит и гаметофит в жизненном цикле голосеменных.

Отдел цветковые, или покрытосеменные, – *Magnoliophyta*, или *Angiospermae*

Жизненный цикл и морфология генеративных органов
цветковых растений

Цветковые растения – самый большой отдел высших растений. Во флоре земного шара их насчитывается не менее 250 тыс. видов. В настоящее время цветковые господствуют в растительном покрове нашей планеты и являются самой важной для человека группой растений. Это самый «молодой» в геологическом масштабе времени отдел растений. Цветковые растения появились в юрском периоде, а в середине мелового периода стали очень быстро распространяться, обнаружив исключительную способность к видообразованию.

Большое разнообразие покрытосеменных обусловлено их высокой приспособляемостью к разнообразным условиям среды. Для цветковых характерны следующие особенности: наличие таких органов, как пестик и плод; семена, заключенные внутри плодов (отсюда название отдела – покрытосеменные); дальнейшая редукция мужского и женского гаметофитов; двойное оплодотворение; настоящие цветки; наличие в древесине настоящих сосудов разного типа. Половое размножение у покрытосеменных растений осуществляется посредством специальных органов – цветков и образующихся из них плодов и семян.

Большое разнообразие цветков покрытосеменных растений и их резкое отличие от соответствующих органов голосеменных затрудняют объяснение происхождения цветка. Существуют различные гипотезы относительно происхождения цветка.

Согласно наиболее распространенной и хорошо обоснованной стробилярной, или эвантовой, гипотезе, цветок – это видоизменен-

ный укороченный спороносный побег, первоначально напоминавший шишку голосеменных. Мегаспорофиллы в процессе метаморфоза превратились в плодолистики, а микроспорофиллы — в тычинки, что многие исследователи связывают с приспособлением покрытосеменных к опылению насекомыми. По этой гипотезе, наиболее древние семейства — это *магнолиевые*, *лютиковые* и др.

Согласно другой гипотезе, названной псевдатовой, цветок — это видоизмененное соцветие, состоящее из мелких разнополых цветков, претерпевших редукцию, сближение и срастание. По этой гипотезе, наиболее древними семействами с раздельнополыми мелкими невзрачными цветками являются *ивовые*, *казуариновые* и др.

Этим гипотезам, основанным на представлениях об образовании цветков из листостебельных побегов, противопоставляются различные теломные гипотезы, согласно которым все части цветка могут быть выведены из теломов, т.е. цилиндрических структур, свойственных риниофитам.

В настоящее время большинство ботаников считают, что филогенетически цветок — это видоизмененный укороченный побег и все части его, кроме цветоложа, имеют листовую природу.

Цветок — это генеративный специализированный укороченный видоизмененный спороносный побег. Как всякий побег он развивается из почки. Цветок состоит из нескольких частей (рис. 49). Цветоножка соединяет цветок со стеблем. Цветоложе — расширенная верхняя часть цветоножки, к которой прикрепляются все остальные части цветка. Чашелистики составляют наружную часть околоцветника — *чашечку*. Лепестки образуют внутреннюю часть околоцветника — *венчик* (иногда в цветках нет деления околоцветника на чашечку и венчик, в этом случае околоцветник называется простым). Совокупность тычинок образует *андроцей*. Совокупность плодолистиков (мегаспорофиллов) образует *гинецей*, который расположен в центре цветка.

Цветоножка и *цветоложе* являются видоизмененным стеблем побега, а чашелистики, лепестки, листочки простого околоцветника, тычинки и срастающиеся в пестик плодолистики представляют собой видоизмененные листья побега. Цветоножка у цветков некоторых видов растений отсутствует, цветок сидит непосредственно на стебле и называется сидячим. Цветоложе бывает разное по форме — плоское, выпуклое, сильно вытянутое и вогнутое.

Части цветка (члены околоцветника, тычинки, пестики) могут располагаться на цветоложе по спирали (спиральное расположение) или по кругу (круговое или циклическое расположение). Иногда может быть смешанное (гемициклическое) расположение, когда части околоцветника расположены по окружности (мутовками), а тычинки и пестики — по спирали.

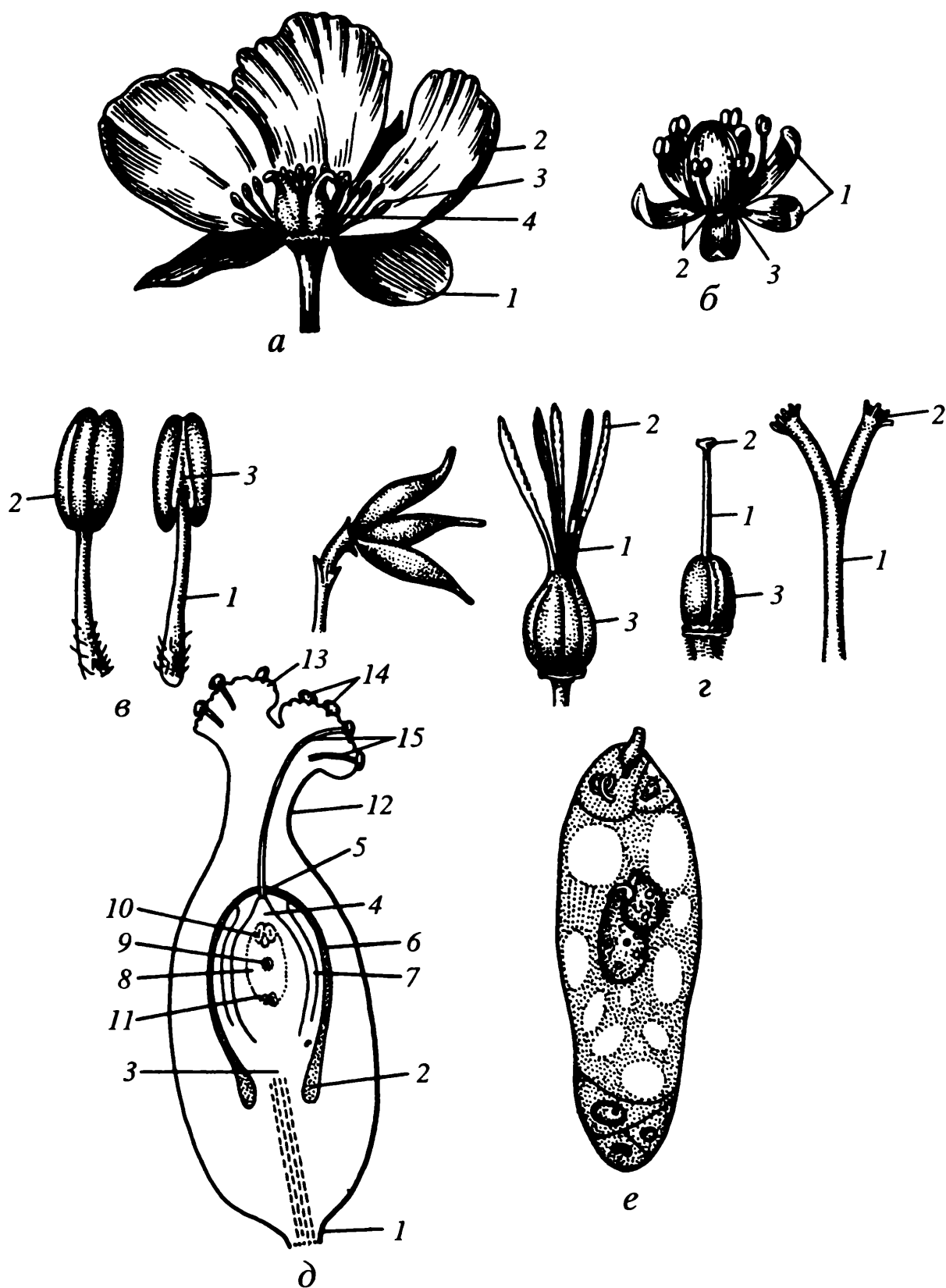


Рис. 49. Строение цветка, завязи и зародышевого мешка

a – цветок пиона (продольный разрез): 1, 2 – двойной околоцветник (1 – чашечка, 2 – венчик), 3 – андроцей, 4 – гинецей; *б* – цветок аира: 1 – простой околоцветник, 2 – андроцей, 3 – гинецей; *в* – тычинки коровяка: 1 – тычиночная нить, 2 – пыльники, 3 – связник; *г* – различные формы гинецея: 1 – столбик, 2 – рыльце, 3 – завязь; *д* – завязь горца: 1 – ножка завязи, 2 – ножка семязпочки, 3 – халаза, 4 – нуцеллус, 5 – микропиле, 6 и 7 – внешний и внутренний покров соответственно, 8 – зародышевый мешок, 9 – его ядро, 10 – яйцевой аппарат, 11 – антиподы, 12 – столбик; 13 – рыльце, 14 – пыльцевые зерна, 15 – пыльцевые трубки; *е* – зародышевый мешок

Цветок развивается из почки, находящейся в пазухе листа. Такой лист называется кроющим. Листья (обычно видоизмененные), расположенные на цветоножке, под цветком, называются прицветниками.

Чашечка состоит из свободных или сросшихся чашелистиков и соответственно называется раздельнолистной или спайнолистной. Чашечка обычно зеленого цвета, но может быть и другой окраски. Чашелистики бывают различной формы (ланцетовидная, шиловидная, треугольная и т.п.). Если чашелистики цветка имеют разную форму, то чашечка называется неправильной, если одинаковую — правильной.

Венчик состоит из свободных или сросшихся лепестков и соответственно называется раздельнолепестным или спайнолепестным. Венчик обычно ярко окрашен. Лепестки могут быть различной формы.

Околоцветник, состоящий из различающихся по внешнему виду чашечки и венчика, называется двойным (или сложным). Околоцветник, состоящий из одинаковых листочков, называется простым. Ярко окрашенный простой околоцветник называется венчиковидным, а зеленый — чашечковидным. У некоторых видов растений нет околоцветника и цветки называются голыми.

Все разнообразие цветков в отношении их симметрии можно свести к следующим трем типам: 1) правильный, или актиноморфный (радиально-симметричный), цветок, через который можно провести несколько плоскостей симметрии; 2) неправильный, или зигоморфный (двусторонне-симметричный), цветок, через который можно провести только одну плоскость симметрии; 3) асимметричный цветок, через который нельзя провести ни одной плоскости симметрии.

Андроцей состоит из тычинок, являющихся микроспорофиллами. Тычинка имеет тычиночную нить и пыльник, прикрепляющийся к нити посредством связника. В каждом пыльнике имеются четыре пыльцевых гнезда, в которых развивается пыльца (микроспоры или пыльцевые зерна).

Зрелые пыльцевые зерна у разных видов имеют различную форму: шаровидную, эллиптическую и т.п. Они покрыты двумя оболочками. Наружная толстая называется экзиной, внутренняя мягкая — интиной. На экзине у разных видов образуются разнообразные выступы, шипики, бугорки. В каждой микроспоре, находящейся внутри пыльника, ядро делится, образуя два ядра: вегетативное и генеративное. С этого начинается развитие мужского гаметофита и микроспоры превращаются в пыльцу. Впоследствии из генеративной клетки образуются два спермия, являющиеся мужскими гаметами.

Гинецей состоит из одного или нескольких пестиков. Каждый пестик образован одним или несколькими сросшимися плодолистиками (мегаспорофиллами). Сформированный пестик обычно состоит из нижней расширенной части — завязи, средней цилиндрической части —

столбика, верхней расширенной части — рыльца. Когда столбик отсутствует и рыльце находится непосредственно на завязи, оно называется сидячим. Рыльце может быть разной формы: головчатым, двухлопастным, звездчатым, перистолопастным и т.д. В завязи образуется одна или много полостей, называемых гнездами, в них развиваются семяпочки (мегаспорангии), из которых после оплодотворения появляются семена. Число столбиков, лопастей рылец, гнезд завязи может указывать на число плодолистиков, образующих пестик. Место прикрепления семяпочки в завязи называется плацентой (или семяносом).

Зрелая семяпочка состоит из семяножки, одного или двух покровов (интегументов) и ядра семяпочки (нуцеллуса), в котором находится зародышевый мешок (женский гаметофит). Покровы (интегументы) на верхушке семяпочки имеют узкий канал, называемый пыльцевходом (или микропиле).

Зародышевый мешок развивается в нуцеллусе. Внутри зародышевого мешка имеются яйцеклетка, две синергиды, два полярных ядра, три антиподы (рис. 49). Архегоний у покрытосеменных отсутствует. На определенном этапе полярные ядра центральной клетки сливаются, образуя диплоидное центральное (вторичное) ядро зародышевого мешка. При половом процессе происходит двойное оплодотворение, свойственное только цветковым растениям. При этом процессе спермиями оплодотворяются не только яйцеклетки, но и центральное ядро зародышевого мешка. После оплодотворения из зиготы развивается зародыш, а из центральной клетки с триплоидным ядром — эндосперм семени. Двойное оплодотворение способствует быстрому развитию питательной ткани (эндосперму), которое происходит только после оплодотворения и ускоряет весь процесс формирования семяпочки и семени.

Цветковые растения размножаются и распространяются семенами. Семена заключены в плоды, которые их защищают, и нередко способствуют их распространению.

Формула и диаграмма цветка дают краткую и информативную характеристику строения цветка. Формула отражает строение цветка с помощью соответствующих аббревиатур и индексов, диаграмма — посредством наглядного чертежа (проекция частей цветка на секущую плоскость, план цветка).

Формула цветка составляется следующим образом. Простой околоцветник обозначается буквой Р (Perigonium), чашечка — Са (Calyx), венчик — Со (Corolla), андроцей (совокупность тычинок) — А (Androeceum), гинецей (совокупность плодолистиков) — G (Gynoeceum). Правильный цветок обозначается звездочкой *, неправильный — стрелкой ↑. У каждой буквы внизу ставится цифра, которая

соответствует числу членов данной части цветка. Если их много, неопределенное число, ставят знак бесконечности ∞ . Если данные части цветка располагаются не в одном, а в двух кругах, то ставят две цифры, соединенные знаком «+». При срастании каких-либо частей цветка цифра, указывающая их число, заключается в скобки. Верхняя завязь отмечается чертой под цифрой, обозначающей число плодолистиков; нижняя завязь — чертой над цифрой, полунижняя завязь — чертой посередине.

Диаграмма цветка составляется следующим образом. Изображается поперечный разрез цветка в виде проекции всех его частей на плоскости. Сросшиеся члены какой-либо части цветка на диаграмме соединяются пунктиром или сплошной тонкой линией. На диаграмме изображается не только число частей цветка, но и их взаимное расположение (рис. 50).

Типы соцветий. Цветки могут быть одиночными, завершающими побег. Часто они собраны в соцветия. *Соцветие* — это побег или система побегов, несущих цветки. В соцветиях цветки выходят из пазух кроющих листьев (прицветников).

Соцветия (рис. 51) можно разделить на две группы: моноподиальные (рацемозные, ботрические, или неопределенные) и симподиальные (цимозные, или определенные). У моноподиальных соцветий самые молодые цветки находятся в центре или на верхушке соцветия. У симподиальных соцветий первый верхушечный цветок заканчивает главную ось соцветия и дальнейшее развитие соцветия идет за счет развития боковых осей первого порядка, затем второго и т.д.

Моноподиальные соцветия могут быть простыми (цветки сидят непосредственно на главной оси соцветий) или сложными (цветки сидят на разветвлениях главной оси соцветий).

К простым моноподиальным соцветиям относятся: *кисть* — цветки расположены на удлинённой оси, имеют цветоножки (черемуха); *колос* — сходен с кистью, но цветки сидячие (подорожник); *початок* — колос с толстой мясистой осью (кукуруза); *головка* — сходна с кистью, но главная ось очень сильно укорочена, цветки кажутся сидячими (клевер); *щиток* — сходен с кистью, но отличается тем, что нижние цветки имеют более длинные цветоножки, чем верхние, в результате цветки располагаются почти в одной плоскости (груша); *корзинка* — цветки всегда сидячие, расположены на сильно утолщенном и расширенном конце укороченной оси соцветия, (представители семейства сложноцветных); *зонтик* — главная ось соцветия сильно укорочена, боковые цветки сидят на ножках одинаковой длины (лук).

К сложным моноподиальным соцветиям относятся: *сложный колос* — на главной оси сидят элементарные колоски (пшеница); *метелка*, или сложная кисть, — на главной оси на разной высоте развиваются

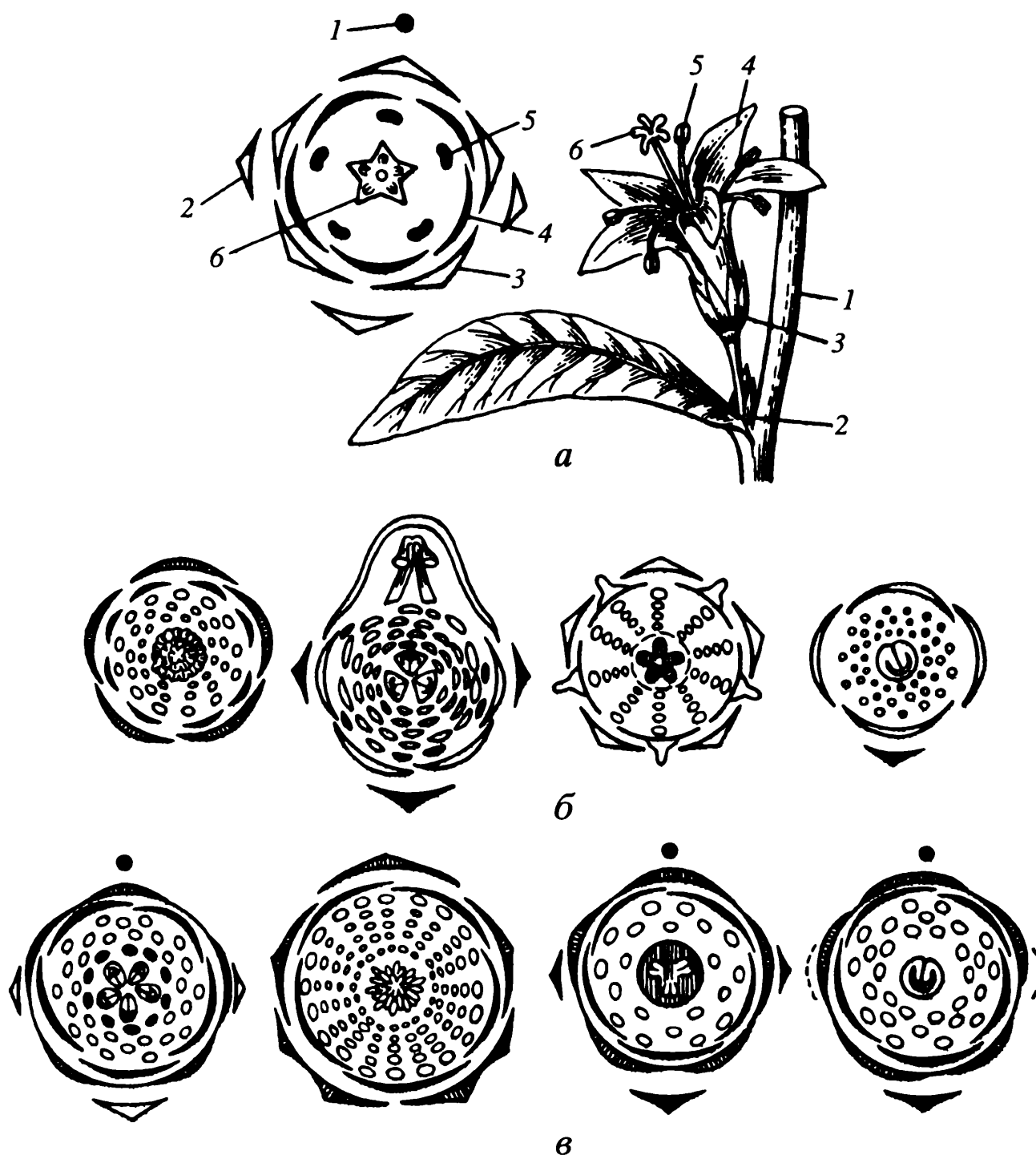


Рис. 50. Диаграммы цветков растений семейства лютиковых (б) и розоцветных (в)
 а — общая схема построения диаграммы цветка. 1 — ось соцветия; 2 — прицветники; 3 — чашелистики; 4 — лепестки; 5 — тычинки (андроцей); 6 — рыльце пестика (гинецей)

боковые ветви, в свою очередь ветвящиеся и несущие цветки или небольшие простые соцветия (сирень); *сложный зонтик* — отличается от простого тем, что оси его заканчиваются не цветками, а простыми зонтиками (морковь); *сложный щиток* — главная ось представляет собой щиток, а боковые — корзинки (тысячелистник).

К симподиальным соцветиям относятся: монохазии, дихазий (или развилина) и плейохазий, или ложный зонтик. *Монохазии* — ось каж-

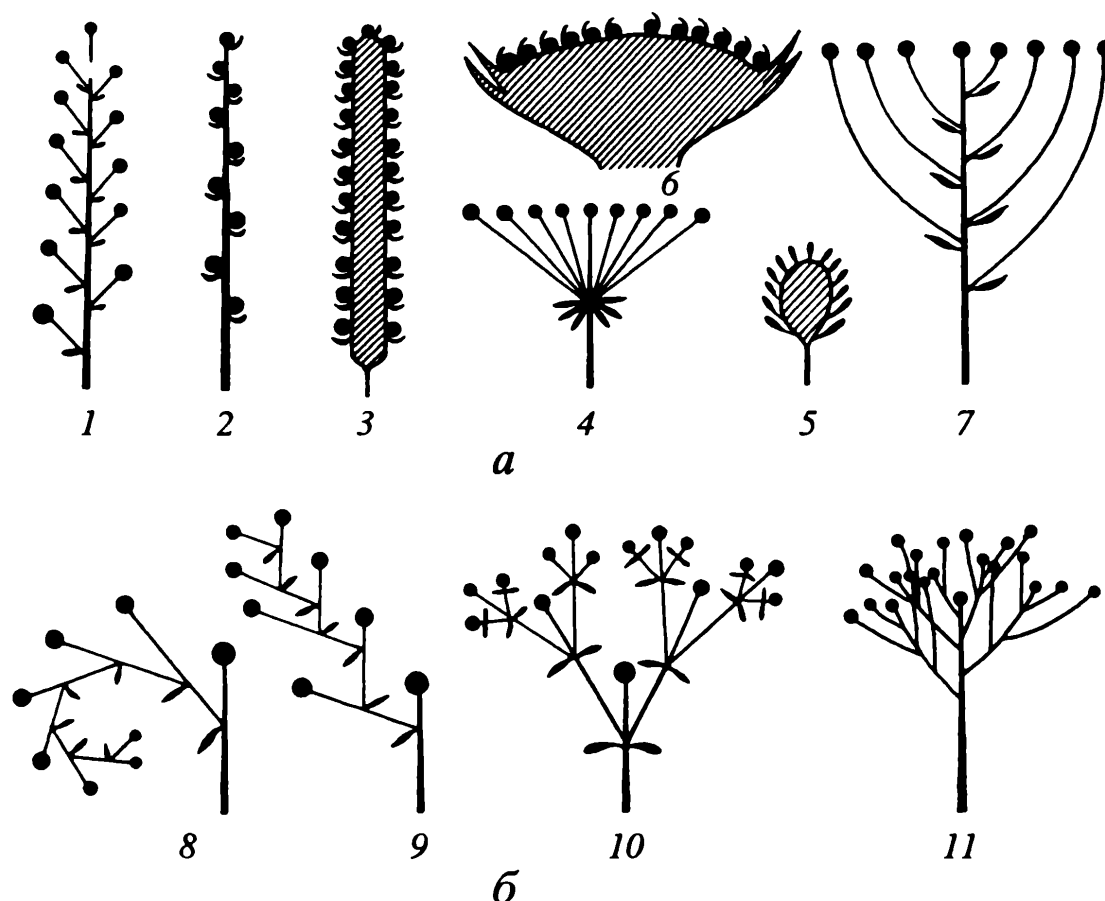


Рис. 51. Схемы простых рацемозных с конечными цветками (а) и некоторых цимозных соцветий (б)

1 – кисть; 2 – колос; 3 – початок; 4 – зонтик; 5 – головка; 6 – корзинка; 7 – щиток; 8, 9 – монохазии; 10 – дихазий; 11 – плеюхазий

дого порядка дает только одну ветвь с цветком. Разновидности – завиток и извилина. В *завитке* все цветки направлены в одну сторону (незабудка). В *извилине* боковые оси с цветком отходят поочередно в две противоположные стороны (гладиолус). *Дихазий* – ось каждого порядка дает две ветви. Распускание соцветия начинается с верхушечного цветка, а непосредственно под ним находятся два боковых цветка второго порядка, а из пазух двух последних возникают цветки третьего порядка и т.д. (представители семейства гвоздичных). *Плеюхазий* – из каждой оси, несущей верхушечный цветок, выходит более двух ветвей, перерастающих главную ось (молочай).

Плоды. Плод образуется, как правило, из завязи пестика. Из стенок завязи развивается околоплодник, который состоит из трех слоев: наружного (экзокарпа), срединного (мезокарпа) и внутреннего (эндокарпа). Эти три части не всегда хорошо выражены.

Плоды могут быть *простыми*, или *настоящими*, образовавшимися из единственного пестика в цветке, и *сложными*, или *сборными*, когда созревают из нескольких пестиков одного цветка (плоды малины, ежевики, лютика и др.). Если в образовании плода помимо пестика

принимают участие другие части цветка (цветоложе, околоцветник), плод называют *ложным*.

Все настоящие плоды на основании строения околоплодника подразделяют на сухие и сочные. Сухие плоды имеют сухой, деревянистый или кожистый околоплодник, и их делят на вскрывающиеся и не вскрывающиеся. Помимо вскрывающихся разными способами плодов имеются распадающиеся плоды, представленные двумя группами: дробные плоды, раскалываются продольно в плоскости срастания плодолистиков (зонтичные); членистые плоды, растрескиваются поперечно в плоскости, перпендикулярной продольной оси плодолистиков (некоторые виды крестоцветных и др.).

У сочных плодов весь околоплодник или его часть сочная или мясистая. Сочные плоды подразделяют на ягоды и костянки.

Разнообразие плодов определяется прежде всего строением околоплодника, а также способом вскрывания и числом семян. Среди сухих и сочных плодов различают односеменные и многосеменные (рис. 52).

Сухие многосеменные вскрывающиеся плоды: коробочка — одногнездный или многогнездный плод, возникающий из нескольких плодолистиков, вскрывается дырочками или трещинами (мак, белена, хлопчатник); *листовка* — одногнездный плод, образующийся из одного плодолистика, вскрывается по брюшному шву (живокость); *сложная листовка* представляет собой группу листовок (калужница, пузырчатник); *боб* — одногнездный плод, образованный одним плодолистиком, в отличие от листовки раскрывается по двум швам — брюшному и спинному (представители семейства мотыльковых); *стручок* — удлиненный двугнездный плод, формирующийся из двух плодолистиков, между створками продольная перегородка (горчица); *стручочек* — то же, что и стручок, но длина его не более чем втрое превышает ширину (пастушья сумка).

Сухие односеменные не вскрывающиеся плоды: зерновка — семя плотно срастается с тонким пленчатым околоплодником (рожь, пшеница); *семянка* — околоплодник кожистый, не срастающийся с семенем. Семянка часто бывает снабжена хохолком, или летучкой (одуванчик). В семействе зонтичных образуются двусемянки; *крылатка* — семянка с крыловидным придатком (ясень), встречается и двукрылатка (клен); *орех* — околоплодник твердый, деревянистый (лещина); *орешек* — маленький орех (конопля); *желудь* — сходен с орехом, но нижняя часть плода погружена в чашевидную плюску (дуб).

Сочные многосеменные плоды: ягода — эндокарпий и мезокарпий сочные, экзокарпий кожистый (виноград, томат); *яблоко* — ложный плод, в образовании которого кроме завязи принимает участие сильно разросшееся цветоложе (яблоня, груша); *тыква* — ложный плод, в его формировании принимает участие цветоложе, экзокарпий твер-

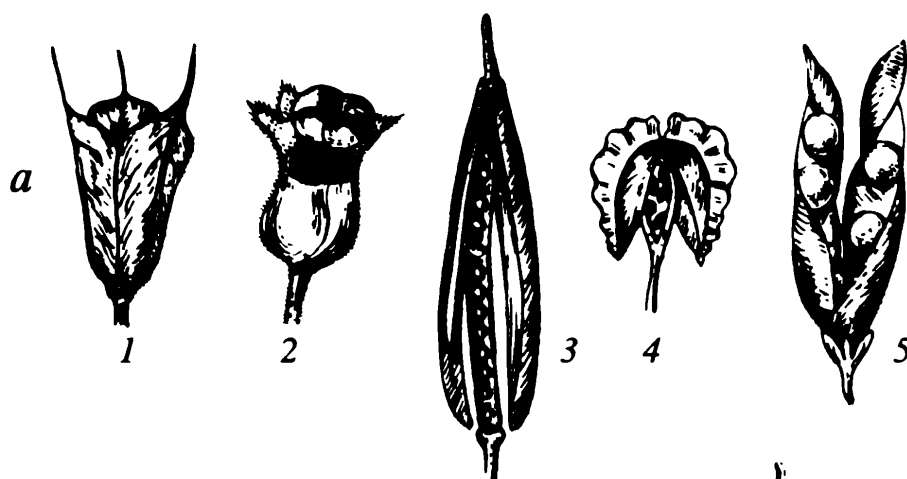
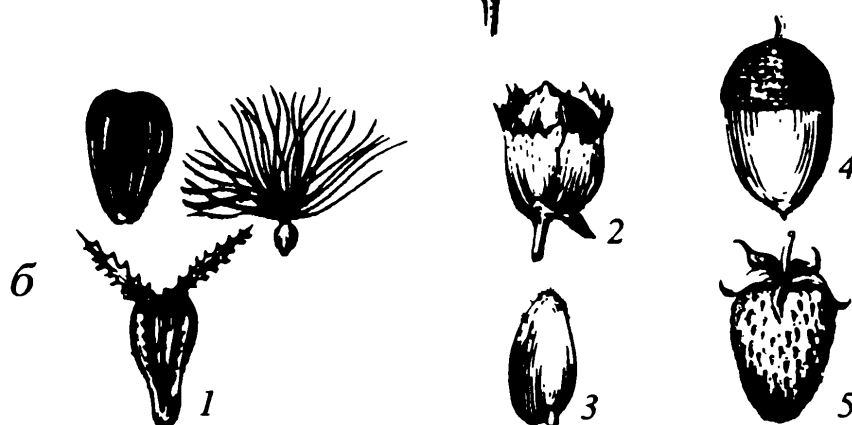
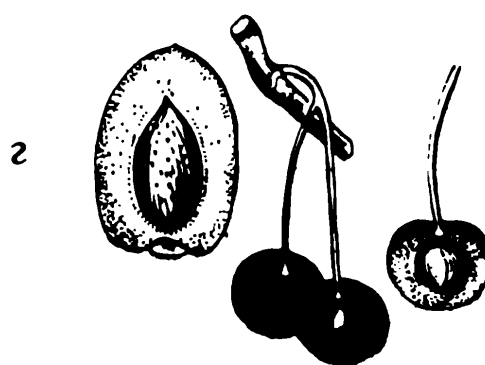
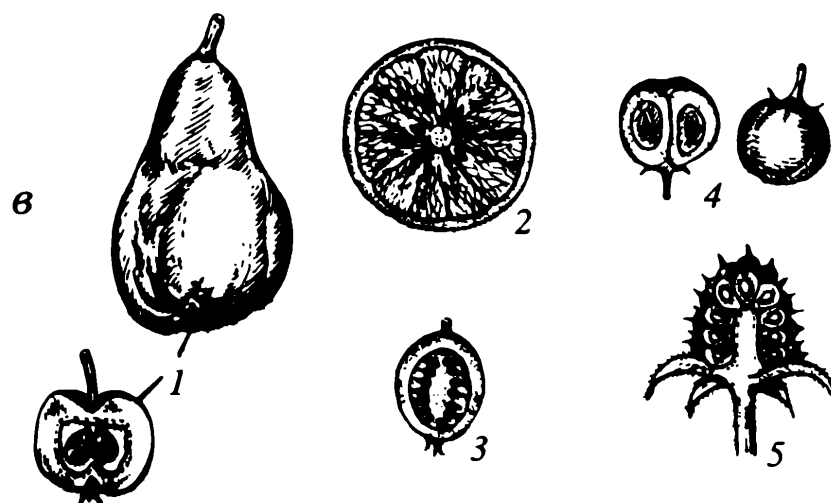


Рис. 52. Типы плодов

a — сухие многосеменные вскрывающиеся плоды: 1 — многолистовка (водосбор из лютиковых), 2 — коробочка, 3 — стручок (большинство крестоцветных), 4 — стручочек (многие крестоцветные), 5 — боб (бобовые и некоторые другие семейства); *б* — сухие односеменные не вскрывающиеся плоды: 1 — семянки различного типа (представители сложноцветных), 2 — орех (лещина), 3 — зерновка (злаки), 4 — жёлудь (плоды буковых), 5 — сложная (сборная) семянка на сочном цветоложе;



в — сочные многосеменные плоды: 1 — яблоко (все представители подсемейства яблоневых семейства розоцветных), 2 — померанец (плоды цитрусовых), 3 — ягода (представители многих семейств), 4 — многокостянка (толокнянка), 5 — многокостянка (род *Rubus*); *г* — сочные односеменные плоды костянки (род *Prunus* из розоцветных)



дый, иногда деревянистый, мезокарпий и эндокарпий сочные (арбуз, тыква); *померанец* — плод цитрусовых; экзокарпий мягкокожистый, богатый эфирными маслами, мезокарпий сухой, губчатый, эндокарпий сочный (лимон, апельсин).

Сочные односеменные плоды: костянка — экзокарпий тонкий, кожистый, мезокарпий сочный, эндокарпий каменистый (вишня, слива); *сложная костянка* — группа костянок, образовавшаяся из одного цветка (малина, ежевика).

Приведенная классификация плодов является искусственной, так как она основана главным образом на внешних морфологических признаках. Существует также морфогенетическая классификация плодов, основанная на типе гинецея, из которого образуются плоды.

У некоторых растений развиваются соплодия. Они возникают из соцветия в результате срастания нескольких плодов в одно целое (ананас, шелковица, инжир).

Вопросы по теме «Цветковые или покрытосеменные растения»:

1. Характерные особенности цветковых растений.
2. Чем определяется название отдела покрытосеменные растения?
3. Морфология цветка. Основные гипотезы происхождения цветка.
4. Составные элементы цветка.
5. Строение гинецея и андроея.
6. Строение семяпочки и зародышевого мешка.
7. Процесс опыления, оплодотворения и образования семян. Двойное оплодотворение.
8. Формула и диаграмма цветка.
9. Типы соцветий.
10. Основные типы плодов.

Систематика покрытосеменных

Покрытосеменные — крупнейший отдел растительного царства, включающий более 250 тыс. видов растений, относящихся примерно к 13 тыс. родов из более чем 500 семейств. В настоящее время покрытосеменные господствуют в растительном покрове земного шара, являя собой пример, по выражению М.И. Голенкина, «победителей в борьбе за существование». Наиболее древние остатки цветковых растений говорят о том, что эта группа возникла в юрском периоде мезозойской эры. Среди юрских остатков покрытосеменных известны представители большинства современных семейств, что говорит о внезапном массовом появлении во флоре земного шара юры основных

филумов этого отдела. Причины столь высоких темпов эволюции на первых этапах становления цветковых растений до сих пор неясны, несмотря на то что эта проблема издавна притягивала и притягивает к себе внимание множества исследователей.

В качестве основных причин доминирования в современном растительном покрове Земли цветковых растений, их господства в большинстве типов современных экосистем не без основания рассматриваются специфические морфологические структуры, которые возникли у этой группы в процессе эволюции и позволили получить ей преимущества в освоении природных ландшафтов. Из наиболее важных эволюционных «приобретений» отметим: 1) *цветок* — своеобразный специализированный метаморфизированный укороченный спороносный побег; 2) *пестик*, или *плодник*, — структура, образованная одним или несколькими *плодолистиками* (видоизмененными мегаспорофиллами), сросшимися краями и образовавшими замкнутое, изолированное от внешней средыместилище — *завязь*, где располагаются *семяпочки*. После оплодотворения из семяпочки развивается *семя*, а из завязи — специфичное для покрытосеменных образование — *плод*; 3) дальнейшую редукцию мужского и женского гаметофитов; мужской гаметофит представлен пыльцевым зерном, состоящим в стадии зрелости всего из двух клеток — вегетативной и генеративной; женский гаметофит состоит из восьмиядерного *зародышего мешка*, одним из ядер которого является яйцеклетка; архегонии, таким образом, у цветковых полностью редуцировались.

В данном учебнике мы принимаем основные положения системы цветковых растений, опубликованной академиком А.Л. Тахтаджяном в 1987 г. Как и в большинстве современных систем, покрытосеменные распределяются в этой системе среди двух классов: двудольные (или магнолиоПСиды) и однодольные (или лилиоПСиды). Класс двудольных подразделяется, в свою очередь, на восемь подклассов, а класс однодольных — на четыре подкласса.

Основные различия между двудольными и однодольными следующие:

ОДНОДОЛЬНЫЕ	ДВУДОЛЬНЫЕ
Зародыш с одной семядолей, имеющей два главных проводящих пучка.	Зародыш с двумя семядолями. Семядоли чаще с тремя главными проводящими пучками.
Листья простые, обычно не расчленены на черешок и пластинку.	Листья простые и сложные, четко разделены на черешок и пластинку
Жилкование листьев параллельное или дуговидное.	Жилкование листьев перистое или пальчатое.
Вторичного роста ввиду отсутствия камбия нет; проводящая система состоит из «беспорядочно» разбросанных закрытых проводящих пучков; флоэмная паренхима отсутствует; обычно нет ясно выраженной коры и сердцевина.	Характерен вторичный рост осевых органов за счет деятельности камбия; проводящая система состоит из расположенных кольцом открытых проводящих пучков; имеется флоэмная паренхима; кора и сердцевина хорошо дифференцированы.
Первичный корешок рано отмирает, главный и боковые корни не развиваются — заменяются придаточными корнями. Корневая система мочковатая.	Первичный (зародышевый) корешок обычно развивается в главный корень, от которого отходят боковые корни первого и последующих порядков. Корневая система стержневая или ветвистая.
Цветки обычно трехчленные, реже иные, но никогда не бывают пятичленными.	Цветки главным образом пяти-, реже четырехчленные.

Класс двудольные – *Dicotyledones*

Согласно А.Л. Тахтаджяну (1987), класс двудольных включает 8 подклассов, состоящих из 429 семейств, приблизительно 10 тыс. родов и не менее 190 тыс. видов.

Подкласс ранункулиды – *Ranunculidae*

Объединяет 3 порядка и 13 семейств, среди которых наиболее широко известны и имеют важное значение семейства барбарисо-

вые, лютиковые, маковые и пионовые. В качестве примера приводим характеристику типового семейства лютиковых.

Семейство лютиковые – *Ranunculaceae*

Во флоре земного шара лютиковых насчитывается немногим более 2 тыс. видов, относящихся к 66 родам. Во флоре нашей страны это семейство представлено более чем 500 видами из 35 родов.

Лютиковые отличаются большим разнообразием. Главным образом это многолетние травянистые растения с простыми пальчато- или перисторассеченными листьями; реже это полукустарники и кустарники, иногда лианы. Однолетники также немногочисленны. Листья очередные, без прилистников.

Цветки лютиковых поражают морфологическим разнообразием. Цветки одиночные или в цимозных соцветиях. Цветоложе может быть выпуклым, удлинненным или слабо выраженным (рис. 53).

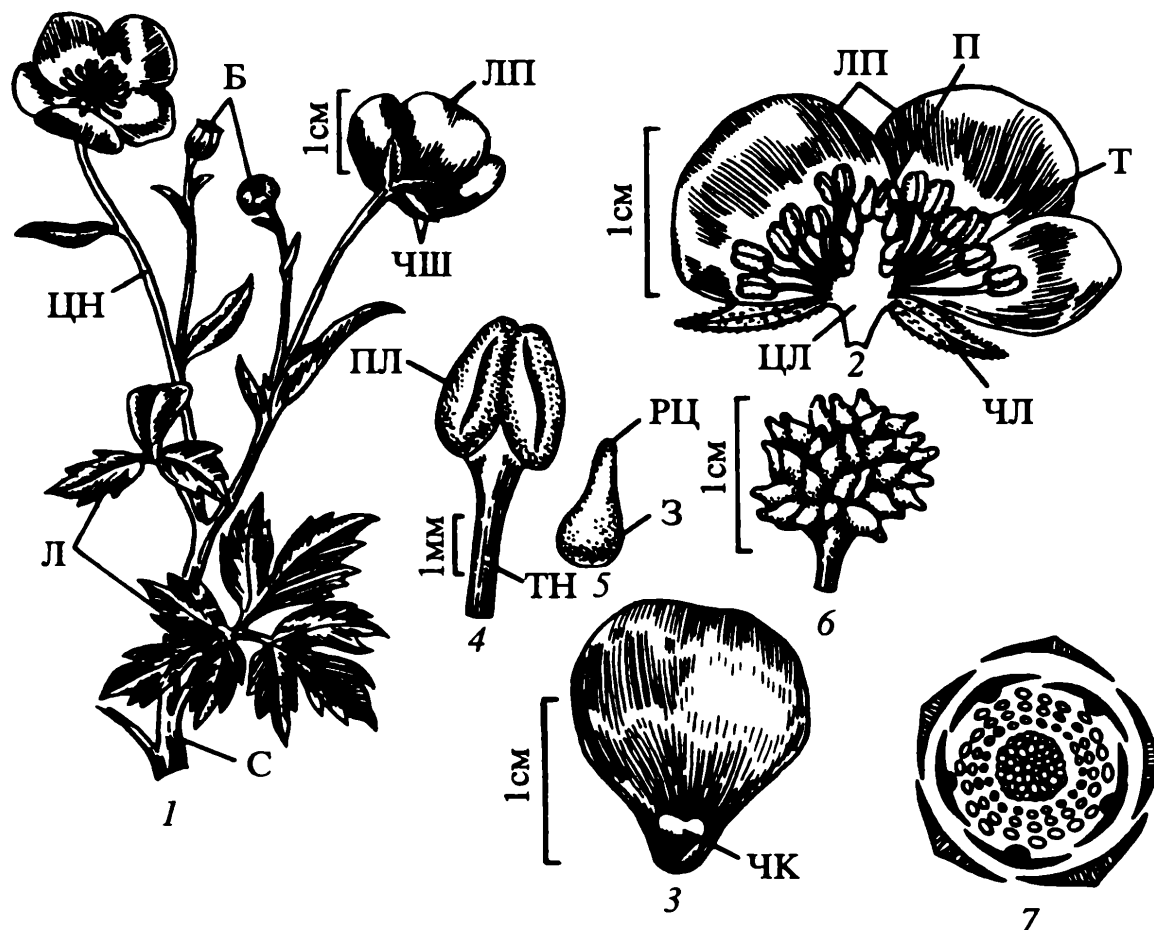


Рис. 53. Лютик ползучий (*Ranunculus repens*)

1 – верхняя часть растения; 2 – цветок в продольном разрезе; 3 – лепесток; 4 – тычинка; 5 – пестик; 6 – гинецей; 7 – диаграмма цветка. С – стебель; Л – листья ЦН – цветоножка; Б – бутон; ЦЛ – цветоложе; ЧЛ – чашелистик; ЧК – чешуйка, прикрывающая нектарную ямку; ТН – тычиночная нить; ПЛ – пыльник; 3 – завязь; РЦ – рыльце; ЛП – лепесток; ЧШ – чашечка; Т – тычинка; П – пестик

Части цветка могут быть расположены по спирали, т.е. цветки *ациклические* (например, у купальницы — *Trollius*); некоторые части цветка расположены по кругу (как правило, чашелистики и лепестки или листочки простого околоцветника), а другие (как правило, андроец и гинецеец) — по спирали, т.е. цветки *гемициклические*; реже все части цветка располагаются по кругам (водосбор — *Aquilegia*), т.е. цветки *циклические*.

Околоцветник может быть простым (чаще венчиковидным) или двойным, состоящим из не сросшихся между собой элементов, *актиноморфным* или *зигоморфным*.

Для лютиковых характерно большое и неопределенное количество тычинок, расположенных по спирали; немногие представители имеют фиксированное число тычинок, расположенных в несколько кругов (водосбор).

Гинецеец большей частью апокарпный, расположенный по спирали и состоящий из неопределенно большого числа плодолистиков; очень редко одного.

Завязь верхняя. Семяпочек много, реже одна или две. Плоды — главным образом листовки либо орешки, редко ягоды или коробочки. Строение гинецея и плодов лежит в основе классификации семейства. По этим признакам достаточно хорошо выделяются два подсемейства: *зимовниковые* (*Helleboroideae*), куда относятся растения с актиноморфным либо зигоморфным околоцветником, плод — листовка (реже — ягода или коробочка), и *ветреницевые* (*Anemonoideae*), к ним относятся виды с плодами типа орешек.

В основном лютиковые — насекомоопыляемые растения, но изредка встречаются и ветроопыляемые (василисник — *Thalictrum*, воронец — *Actaea*). По характеру распространения плодов среди лютиковых есть анемохоры, зоохоры (в частности, мирмекохоры) и гидрохоры.

Многие растения этого семейства содержат алкалоиды и глюкозиды, что делает их ядовитыми. Среди лютиковых есть лекарственные (адонис — *Adonis vernalis*) и декоративные растения (живокость — *Delphinium*, борец — *Aconitum*, водосбор — *Aquilegia*). Многие виды являются медоносами.

Подкласс дилленииды — *Dilleniidae*

Один из наиболее крупных подклассов, включающий 31 порядок и 95 семейств. Из широко распространенных в нашей стране семейств следует отметить крестоцветные, фиалковые, тыквенные, ивовые, вересковые, первоцветные, мальвовые и др. В качестве примера рассмотрим семейство крестоцветные.

Семейство крестоцветные, или капустные, – *Cruciferae (Brassicaceae)*

Семейство крестоцветные представлено во флоре земного шара примерно 3200 видами, относящимися к 380 родам. В нашей стране разнообразие крестоцветных достаточно велико и составляет около 800 видов из 130 родов.

В целом ареал семейства охватывает почти весь земной шар (семейство космополитно), однако в распространении оно явно тяготеет к умеренным и холодным областям Северного полушария. Наибольшее видовое и родовое разнообразие сосредоточено в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях (Передняя Азия), что позволяет говорить о них как о регионах формирования и становления этого семейства.

Крестоцветные – главным образом травянистые растения, среди которых есть и многолетники, и двулетники, и однолетники. Существенно меньше полукустарничков, кустарников же насчитывается всего несколько видов. Среди крестоцветных широко представлены *монокарпичные* растения, т.е. виды, цветущие и плодоносящие всего один раз в жизни и отмирающие после созревания семян. Крестоцветные являются одним из немногих семейств, в которых достаточно широко представлены *двулетники* – виды, развивающие в первый год в наземной сфере только вегетативную розетку, которая затем и перезимовывает; цветонос с цветками, а затем и с плодами образуется на второй год жизни; после плодоношения растение отмирает. Еще одним штрихом к биологическому «лицу» семейства является способность ряда видов произрастать в наиболее экстремальных условиях местообитания. Некоторые представители рода крупка (*Draba*) встречаются на самых крайних северных форпостах суши. В высокогорьях крестоцветные достигают высоты 5700 м над уровнем моря. Факкультативной биологической особенностью многих крестоцветных является способность к *резервному самоопылению*, которое происходит в тех случаях, когда по каким-то причинам (главным образом вследствие климатических особенностей текущего года) отсутствуют насекомые-опылители.

Среди признаков вегетативной сферы следует отметить простые очередные листья разной степени рассечения, без прилистников. В вегетативных органах крестоцветных встречаются особые клетки (идиобласты), содержащие мирозин. В семенах и вегетативных органах характерно также накопление гликозидов и едких эфирных масел, алкалоидов и жирных масел. Очень важным таксономическим признаком является характер опушения вегетативных (впрочем, и генеративных также) органов. Спектр типов волосков крестоцветных необычайно широк: простые, железистые, ветвистые, вильчатые (мальпигиевы), звездчатые и т.д.

Общий план строения цветка в пределах семейства довольно однообразен; различия заключаются главным образом в размерах и окраске лепестков венчика.

Цветки актиноморфные, обоеполые, с двойным околоцветником, двучленные, шестикруговые.

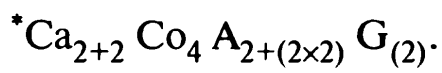
Чашечка образована четырьмя свободными чашелистиками, расположенными в два круга и плотно прижатыми к лепесткам во время цветения. У ряда видов в основании чашелистиков имеются вздутия или углубления для нектара.

Венчик состоит из четырех отдельных, чаще желтых или белых, реже фиолетовых или розовых лепестков. Лепестки обычно с длинными ноготками и расположены в один круг (по-видимому, они возникли в результате расщепления двух зачатков лепестков). У некоторых видов лепестки несколько различаются по размерам, и тогда венчик слегка зигоморфный.

Андроцей большинства крестоцветных состоит из шести тычинок, расположенных в два круга: две короткие тычинки образуют внешний круг, а четыре более длинные располагаются во внутреннем круге. В основании тычинок часто расположены нектарники.

Гинецей синкарпный, образован двумя сросшимися плодолистиками с продольной перегородкой. Завязь верхняя. Рыльце сидячее или на столбике, головчатое либо двулопастное.

Таким образом, общий план строения цветка крестоцветных может быть записан формулой:



Цветки не имеют прицветников и прицветничков и собраны, как правило, в простые и сложные кисти. В начале цветения соцветие имеет щитковидную форму и лишь затем, когда отцветет и сильно удлинится, приобретает форму кисти.

Основной тип плода — *стручок*. Иногда он имеет носик — верхнюю часть завязи, лишенную семян. Стручок вскрывается двумя створками. При этом на плодоножке остается рама из сросшихся краев плодолистиков с натянутой на ней ложной перегородкой, несущей семена. Некоторые крестоцветные обладают невскрывающимися, опадающими целиком плодами, у других — плоды членистые и разламывающиеся поперек на односеменные членики.

Стручки, длина которых не превышает ширину или превышает ее не более чем в три раза, называют *стручочками*. Они также могут вскрываться двумя створками либо являются невскрывающимися орешковидными (свербига — *Bunias*) или членистыми (катран — *Crambe*) стручочками.

Для каждого вида этого семейства характерно строго индивидуальное строение плода, что имеет таксономическое значение.

Многие крестоцветные издавна широко используются человеком. Среди полезных растений выделяются представители рода *Brassica*: большое количество форм капусты (*Brassica oleracea*), репа и турнепс (*Brassica rapa*), рапс (*Brassica napus* var. *napus*), брюква (*Brassica napus* var. *napobrassica*), горчица сарептская (*Brassica juncea*). Заметную роль в жизни человека играют виды рода *Raphanus*: овощные — редька посевная (*Raphanus sativus* var. *sativus*), редис (*Raphanus sativus* var. *radicula*) и злостный сорняк — дикая редька (*Raphanus raphanistrum*). Издавна используются человеком кресс-салат (*Lepidium sativum*) и хрен деревенский (*Armoracia rusticana*). Помимо овощных и кормовых растений есть в семействе и растения масличные — горчица, рапс, рыжик посевной (*Camelina sativa*); декоративные — левкой (*Mattiola*), вечерница, ночная фиалка (*Hesperis matronalis*); красильные — вайда красильная (*Isatis tinctoria*). Помимо упоминавшейся дикой редьки довольно много среди крестоцветных сорняков — сурепка обыкновенная (*Barbarea vulgaris*), ярутка полевая (*Thlaspi arvense*), пастушья сумка обыкновенная (*Capsella bursa-pastoris*) и др.

Крестоцветные играют заметную, а порой существенную роль в растительном покрове многих регионов земного шара.

Вопросы по теме «Однодольные и двудольные растения.

Семейства лютиковые и крестоцветные»:

1. Сравнительная характеристика классов однодольных и двудольных растений и их основные подклассы.
2. Общая характеристика семейства лютиковых. Морфологическое разнообразие строения цветков и плодов. Формулы цветков.
3. Жизненные формы и основные представители лютиковых.
4. Численность и ареал семейства крестоцветных.
5. Жизненные формы и основные представители крестоцветных.
6. Строение цветка и особенности плода крестоцветных.

Подкласс розиды – *Rosidae*

Довольно крупный таксон, охватывающий 39 порядков и около 170 семейств. Ниже охарактеризованы три семейства, наиболее богатые видами и имеющие большое значение во флоре нашей страны: розоцветные, бобовые и зонтичные.

Семейство розоцветные, или розовые, – *Rosaceae*

Семейство розоцветных охватывает более 3 тыс. видов, относящихся примерно к 100 родам. В нашей стране известно более 1000 видов из 60 родов.

Представители семейства распространены практически по всему земному шару. Однако наибольшим разнообразием характеризуются умеренные и субтропические пояса обоих полушарий, в особенности умеренный пояс Северного полушария.

Семейство охватывает широкий спектр жизненных форм растений: листопадные и вечнозеленые деревья, листопадные и вечнозеленые кустарники и кустарнички, многолетние и однолетние травы.

Листья очередные, редко супротивные, простые или сложные, большей частью с прилистниками.

Цветки одиночные или в соцветиях (кисть, щиток, зонтик и др.), чаще актиноморфные, реже зигоморфные, в основном циклические, реже гемициклические. Обоеполые, с двойным околоцветником, обычно пятичленные, реже четырех- или шестичленные.

Цветоложе разнообразной формы: выпуклое (в различной степени), плоское или вогнутое. Характерной чертой строения генеративной сферы розоцветных является образование *гипантия*. Гипантий возникает в результате срастания тканей разросшегося цветоложа с основаниями чашелистиков, лепестков и тычинок. Он может быть различной формы, консистенции и окраски и часто принимает участие в образовании так называемых ложных плодов. Сочный и мясистый гипантий способствует распространению плодов и семян животными.

Чашечка состоит обычно из четырех-пяти свободных, остающихся при плоде, зеленых (реже — окрашенных) чашелистиков. Иногда выражено подчашие, образованное сросшимися попарно прилистниками соседних чашелистиков.

Венчик свободнолепестный, из пяти, реже четырех, белых, желтых или розовых (разной интенсивности) лепестков, чередующихся с чашелистиками.

Андроцей всегда циклический, в трех и более кругах, в каждом из которых 5 или 10 тычинок.

Гинецей апокарпный, реже ценокарпный, из различного количества плодолистиков (1–8). При многочисленном апокарпном гинецее плодолистики расположены на выпуклом цветоложе по спирали.

Преобладает верхняя завязь, реже она полунижняя или нижняя. Завязь одногнездная или (при срастании плодолистиков) двух- и многогнездная, с одной или несколькими семяпочками, реже их много.

У многих розоцветных между андроцеем и гинецеем образуется нектароносный валик, часто возникающий из стаминодиев. Характерна энтомофилия.

Плоды розоцветных весьма разнообразны. Среди апокарпных плодов наиболее обычны *многолистовка*, *многоорешек* и *многокостянка*. Специализированный многоорешек, у которого отдельные сухие орешки располагаются на мясистом разросшемся цветоложе, называ-

ется *фрагой*, или *земляничной*. Он характерен для представителей рода земляника (*Fragaria*). *Цинародий* – многоорешек, образованный вогнутым кувшинчатым мясистым гипантием, характерен для рода шиповник (*Rosa*). В подсемействе сливовых мономерный плод – *одноко- стянка*. Все ценокарпные плоды в подсемействе яблоневых относятся к типу *яблоко*. Семена розоцветных обычно не содержат эндосперма.

Розоцветные имеют большое практическое значение, в особеннос- ти в умеренных регионах Северного полушария. Здесь культивируется большое количество плодовых и ягодных растений из этого семейства, а также произрастает множество декоративных и лекарственных видов.

Семейство розоцветные состоит из четырех подсемейств: спирей- ные (*Spiraeoideae*), розовые (*Rosoideae*), яблоневые (*Maloideae*) и сливо- вые (*Prunoideae*). Основные морфологические различия между ними приведены в таблице.

Некоторые сравнительные признаки подсемейств семейства розоцветных

ПРИЗНАК	Подсемейство			
	Спирейные	Розовые	Яблоневые	Слиловые
Число плодолистиков	5, реже 1–8, гинеей апокарпный	Много, гинеей апокарпный	5, реже 1–4, гинеей це- нокарпный	1, гинеей моно- карпный
Завязь	Верхняя	Верхняя	Нижняя	Верхняя
Число семяпочек	Несколько	1–2	2–6	2, развива- ется одна
Плод	Много- листовка	Много- орешек, много- костянка	Яблоко	Костянка
Форма цветоложа	Плоское	Плоское, выпуклое или вогнутое	Вогнутое	Чаше- видное
Подчашие	Отсутствует	Имеется	Отсутствует	Отсутствует
Листья, прилистники	Простые, без при- листников	Сложные, реже простые; с прилист- никами	Простые или сложные, с рано опа- дающими прилистни- ками	Простые с рано опада- ющими прилистни- ками
Жизненные формы	Кустарники	Травы, реже кустарники	Деревья, кустарники	Деревья, кустарники

**Семейство бобовые, или мотыльковые, –
Fabaceae, или *Papilionaceae***

Одно из крупнейших семейств, объединяющее 17–18 тыс. видов из примерно 650 родов. По богатству видами оно занимает третье место среди семейств покрытосеменных растений и второе место (после сложноцветных) в пределах класса двудольных. У нас известно около 2 тыс. видов из 180 родов.

Ареал семейства охватывает практически весь земной шар. Среди бобовых известны почти все жизненные формы, за исключением паразитов и эпифитов. Древесные представители достигают 80 м высоты; травянистые однолетники – нескольких сантиметров.

Листья очередные (редко супротивные) с прилистниками, обычно сохраняющимися в течение всей жизни листа. Прилистники у большинства растений свободные, у некоторых – сросшиеся с черешком (клевер – *Trifolium*). Листья обычно сложные: парно- и непарноперистые, тройчатые, реже пальчатые (люпин – *Lupinus*) или простые.

Цветки обычно собраны в соцветия (кисть, головка, реже зонтик или колос). Они зигоморфные, пятикруговые, пятичленные, с двойным околоцветником. Чашечка сростнолистная, неправильная (двугубая) или почти правильная, с пятью шиловидными или более или менее широкими зубцами и заметными продольными жилками.

Венчик обычно раздельнолепестный, мотылькового типа: верхний лепесток (флаг, или парус) – самый крупный, два боковых лепестка (крылья, или весла) и два нижних обычно сросшихся в так называемую лодочку с тупой или оттянутой в виде клювика верхушкой.

Андроцей состоит из 10 тычинок в двух кругах, реже тычинок меньше; они могут быть свободными (многобратственный андроцей) или сросшимися в трубку (однобратственный андроцей). Однако у большинства видов срастаются нитями пять тычинок наружного и четыре тычинки внутреннего кругов, а одна остается свободной (двубратственный андроцей).

Тычиночная трубка называется *прямосрезанной*, если свободные участки нитей, несущие пыльники, одинаковой длины, или *кососрезанной*, если более длинные нижние тычинки, расположенные в середине трубки, срастаются нитями на большем протяжении, чем боковые.

Завязь верхняя, обычно удлинённая, сжатая с боков, одногнездная, реже (вследствие развития продольной ложной перегородки) двугнездная (многие виды астрагалов – *Astragalus*). От верхушки завязи под углом к ней отходит столбик (стилодий), часто с бородкой волосков под косым, реже головчатым рыльцем. Завязь окружена тычиночной трубкой, свободные концы тычиночных нитей расположены вокруг стилодия. Тычинки вместе с гинецеем находятся внутри лодочки. Многие виды протерандричны. Цветки энтомофильны и имеют ряд

своеобразных приспособлений к опылению насекомыми. Пыльники вскрываются до раскрытия бутонов, и пыльца скапливается в лодочке, которая вместе с веслами опускается под тяжестью насекомого. При этом пестик с тычинками освобождается, с силой выталкивая пыльцу из лодочки. У некоторых растений (горох) еще в бутоне происходит самоопыление.

Плод — боб. Форма бобов весьма разнообразна. В зависимости от числа семян и характера их рассеивания бобы могут быть: *многосеменными*, вскрывающимися двумя створками сверху вниз по брюшному шву и средней жилке плодолистика (чина — *Lathyrus*, горошек — *Vicia*); *невскрывающимися*, содержащими небольшое число семян (клевер); *ложнодвугнездными*, вскрывающимися створками (ряд астрагалов); *членистыми* (вязель — *Coronilla*, копеечник — *Hedysarum*); *односеменными*, невскрывающимися, орешковидными (эспарцет — *Onobrychis*). Семена без эндосперма и содержат крупный зародыш с двумя массивными семядолями.

На корнях значительной части видов бобовых имеются клубеньки, которые возникают как результат разрастания паренхимной ткани их корней вследствие внедрения и эндогенного расселения азотфиксирующих бактерий из рода *Rhizobium*. Они способны использовать свободный молекулярный атмосферный азот, вводя его в биологический круговорот веществ в экосистемах. Белковые вещества, вырабатываемые клубеньковыми бактериями, используются бобовыми растениями. При отмирании корней и других частей растений накопившиеся запасы связанного органического азота поступают в почву и после разложения и переработки другими видами бактерий становятся источниками азотного питания зеленых растений. Высокое содержание белков во всех органах — отличительная черта этого семейства.

Представители семейства играют важную роль в жизни человека. Высокое содержание в семенах белков, жирного масла и крахмала определяет большую пищевую и кормовую ценность. Однако бобовые известны не только как пищевые, масличные или кормовые растения. Сюда входит целый ряд ценных лекарственных, витаминоносных, декоративных и технических видов.

Вопросы по теме «Семейства розоцветные и мотыльковые»:

1. Численность и ареал семейства розоцветных. Жизненные формы.
2. Основные подсемейства розоцветных и наиболее характерные их особенности.
3. Представители подсемейств розоцветных. Формулы цветков отдельных представителей подсемейств розоцветных.
4. Численность и ареал семейства мотыльковых.

5. Жизненные формы и отдельные представители.
6. Особенности в вегетативной сфере мотыльковых и морфология цветка.
7. Основные формы плода — боба.
8. Роль мотыльковых в природе, в частности в практике земледелия, а также в жизни человека.

Семейство зонтичные, или сельдерейные, — *Umbelliferae*, или *Apiaceae*

Наряду с крестоцветными зонтичные являются одним из немногих естественных семейств цветковых растений, известных и различаемых человеком с глубокой древности. Принадлежность к этому семейству очень редко вызывает какие-либо сомнения даже у начинающих ботаников.

В растительном покрове земного шара к настоящему времени известно более 3 тыс. видов зонтичных, относящихся примерно к 300 родам. В нашей флоре семейство представлено 800 видами из 150 родов.

Семейство практически космополитное, однако тяготеют зонтичные преимущественно к умеренным поясам обоих полушарий.

Главным образом это травянистые растения (многолетники, двулетники и однолетники), реже полукустарники, кустарники или маленькие деревца. Среди зонтичных довольно много *монокарпиков*. Побеги обычно с хорошо заметными утолщенными узлами. Междоузлия часто бороздчатые либо ребристые, внутри нередко полые. У большинства растений во всех органах имеются *секреторные вместилища*. Листья простые (реже сложные), очередные, с расширенными или вздутыми основаниями в виде стеблеобъемлющих влагалищ, без прилистников. Листовая пластинка редко цельная (*Bupleurum*), обычно же пальчато- или перисто-многократно-рассеченная.

Цветки мелкие, собраны в сложные зонтики, реже в простые зонтики или головчатые соцветия. В основании лучей простых соцветий часто располагаются мелкие листья — кроющие краевых цветков соцветия. Они образуют так называемую *обертку*. В сложных зонтиках различают *обертку* и *оберточку* (листья у основания лучей второго порядка). Наличие или отсутствие обертки либо оберточки, а также количество и форма листочков являются важным таксономическим признаком в семействе.

Цветки зонтичных главным образом актиноморфные или краевые цветки соцветия могут быть зигоморфными вследствие неравномерного разрастания лепестков. Цветки обычно обоеполые, пятичленные и четырехкруговые (рис. 54).

Околоцветник двойной, но чашечка, как правило, недоразвита или представлена пятью зубцами, очень редко она состоит из пяти свободных мелких чашелистиков или совсем не развита.

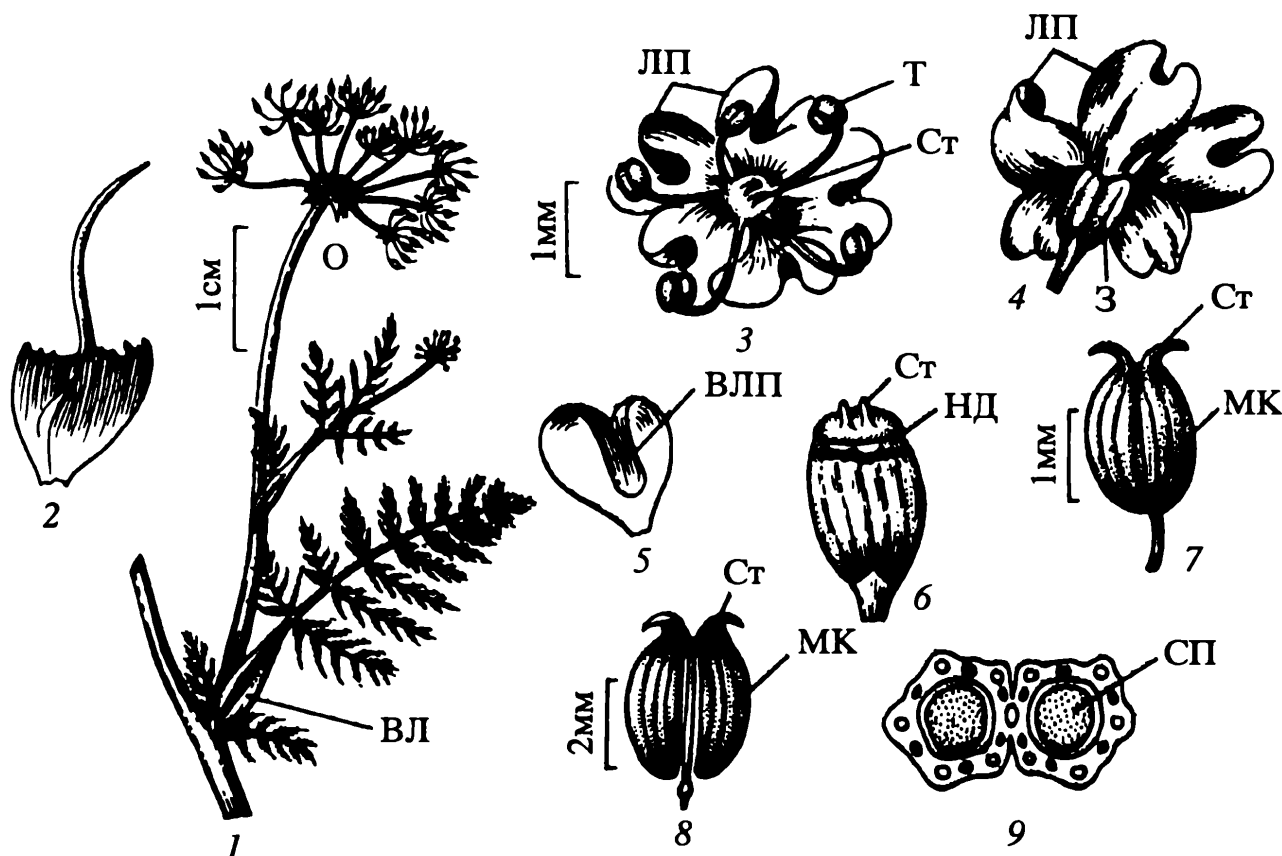


Рис. 54. Тмин обыкновенный (*Carum carvi*)

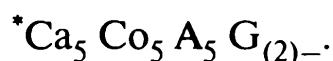
1 — общий вид соцветия; 2 — листочек обертки; 3 — вид цветка сверху; 4 — вид цветка снизу; 5 — лепесток; 6 — гинецей; 7 — незрелый плод; 8 — вислоплодник, распадающийся на мерикарпии; 9 — поперечный разрез завязи. ВЛП — загнутая верхушка лепестка; Т — тычинки; Ст — столбики; НД — нектарные диски; З — завязь; СП — семязпочка; ВЛ — влагалище; ЛП — лепесток; МК — мерикарпий; О — обертка

Венчик из пяти свободных, чаще белых или зеленоватых, реже желтых, розовых или синеватых коротконоготковых лепестков, кажущихся выемчатыми на верхушке вследствие суженных и подвернутых внутрь цветка окончаний отгиба. Лепестки прикреплены к верхней части завязи. Доли венчика чередуются с чашелистиками.

Андроцей состоит из пяти тычинок, чередующихся с лепестками. Тычиночные нити длинные, в бутоне загнутые внутрь цветка и лишь позднее отгибающиеся наружу. Цветки обычно *протерандричные*. Пыльники опадают вскоре после распускания цветков.

Гинецей ценокарпный, состоящий из двух плодолистиков, каждое гнездо двугнездной завязи содержит по одной развитой семязпочке. Столбиков два, с расширенными железистыми подстолбьями (нектарниками) у основания. Рыльца головчатые. Завязь чаще *полунижняя*, поскольку все части цветка прикреплены ниже подстолбьев, составляющих верхушку завязи.

Нижеследующая формула отражает строение цветка преобладающего большинства зонтичных:



Средоточием ценнейшей таксономической информации являются плоды зонтичных. Плод дробный, распадающийся на два односемянных *мерикарпия*, висящих на ветвях двураздельной *колонки* (или *карпофора*), образующейся из проводящих пучков краевых частей плодолистиков. Плод зонтичных носит название *вислоплодник*, или *двусемянка*. Каждый перикарпий обычно с пятью первичными продольными ребрами, в которых расположены проводящие пучки. Иногда в ложбинках между этими *первичными* ребрами развиваются ребра *вторичные*. Форма и размеры плода, очертания его поперечного сечения, характер и размеры ребер, наличие на них разного рода шипиков, крючочков и других приспособлений для распространения, детали его анатомического строения — важнейшие таксономические признаки, являющиеся основными в систематике этого сложного в таксономическом отношении семейства.

Семя плотно прилегает к околоплоднику или срастается с ним. Кроме зародыша в семени содержится хорошо развитый *эндосперм*, форма которого также имеет таксономическое значение.

Зонтичные часто играют существенную роль в растительном покрове многих регионов. Будучи нередко мощными растениями, они часто придают специфический облик растительным ландшафтам. Так, в луговых степях европейской части России и Сибири белые аспекты во время цветения создают виды горчичников (*Peucedanum*) и жабрицы (*Seseli*). В лиственных лесах в качестве доминанта травяного яруса часто выступает сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*). В ряде районов Средней Азии неповторимые ландшафты образуют многочисленные ферулы (*Ferula*).

Обилие эфирных масел, смол и камедей, алкалоидов и некоторых других групп органических веществ определили введение в культуру многих видов. Сюда относятся овощные (морковь — *Daucus carota*, пастернак — *Pastinaca sativa*, сельдерей — *Apium graveolens*, петрушка — *Petroselinum crispum*), эфиромасличные (кориандр, или киндза, — *Coriandrum sativum*, тмин — *Carum carvi*, анис — *Anisum vulgare*, укроп — *Anethum graveolens*) и лекарственные растения (анис, дягиль — *Archangelica officinalis*, амми зубная — *Ammi visnaga*, ферула — *Ferula*). Некоторые зонтичные очень ядовиты (болиголов крапчатый — *Conium maculatum*, вех ядовитый — *Cicuta virosa*).

Подкласс ламииды — *Lamiidae*

Крупнейшая по числу видов группа, включающая многие высокоспециализированные таксоны цветковых растений. Объединяет 11 порядков и более 50 семейств.

Семейство норичниковые – *Scrophulariaceae*

Это семейство, как и семейства пасленовых и бурачниковых, часто относят к порядку *трубкоцветные* (*Tubiflorae*). В эту довольно естественную группу входит около десяти семейств (помимо семейств норичниковых, бурачниковых и пасленовых сюда включают, например, широко известные у нас семейства губоцветных, синюховых и вьюнковых), характеризующихся в общем плане четырехкратными пятичленными цветками с двойным околоцветником и спайнолепестным венчиком.

К норичниковым относится около 3 тыс. видов из более чем 200 родов. В нашей стране известно более 600 видов из приблизительно 45 родов.

Представители семейства распространены почти по всему земному шару, но преимущественно в умеренных областях.

подавляющее большинство видов семейства – травянистые многолетники или однолетники; среди них особое место занимают *полупаразиты* (представители родов марьянник – *Me lampyrum*, погребок – *Rhinanthus*), *паразиты* (петров крест – *Lathraea squamaria*) и *сапрофиты* (сапротрофы). Значительно меньшее место занимают в семействе лианы, полукустарники, кустарники и деревья.

Листья простые, без прилистников, очередные (реже супротивные или мутовчатые), обычно цельные, реже перисторасчлененные (род мытник – *Pedicularis*). Из анатомических особенностей характерно наличие в сосудисто-волокнистых пучках второго (внутреннего) тяжа флоэмы, т.е. пучки *биколлатеральные*.

Цветки на цветоножках без прицветников, одиночные или в соцветиях (кисть, колос и др.). Цветки четырехкратные, обоеполые, с двойным околоцветником, зигоморфные, иногда почти актиноморфные (коровяк – *Verbascum*), довольно разнообразные вследствие редукции и сращения некоторых органов.

Чашечка сростнолистная, из пяти, реже из четырех, чашелистиков, обычно зигоморфная, остающаяся при плодах.

Венчик спайнолепестный, обычно из пяти, реже из четырех, лепестков. Трубка венчика разной длины и формы, иногда со шпорцем (льнянка – *Linaria*) (рис. 55). Если венчик двугубый, то верхняя губа состоит из двух, нижняя – из трех лепестков.

Андроцей обычно из четырех *двусильных* тычинок, пятая тычинка иногда в виде стаминодия. Реже пять тычинок (коровяк) или две (вероника – *Veronica*). Тычинки чередуются с лепестками, нити их прирастают к трубке венчика.

Гинецей ценокарпный, из двух сросшихся в срединной плоскости плодолистиков.

Завязь верхняя, двугнездная, с многочисленными семяпочками. В основании завязи обычно располагается нектарник. Столбик с

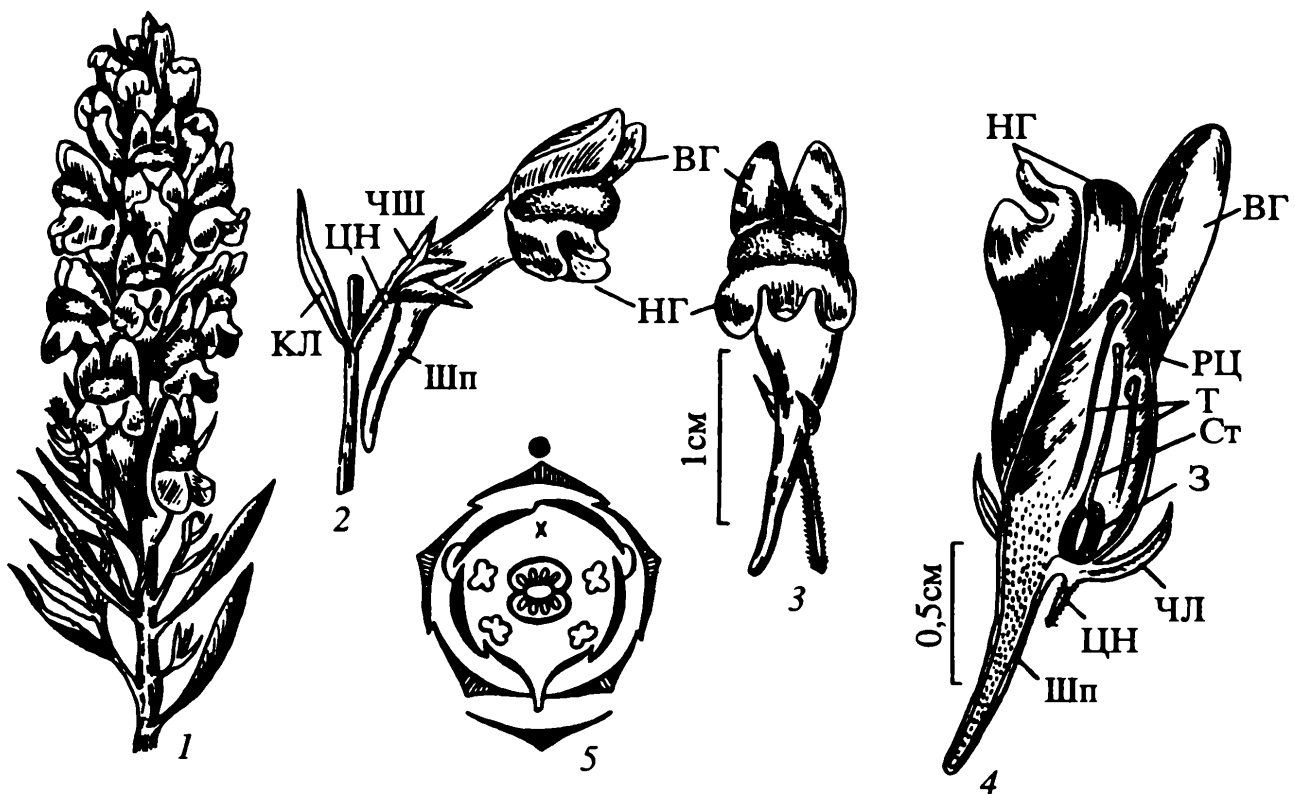


Рис. 55. Лянка обыкновенная (*Linaria vulgaris*)

1 – верхняя часть растения с соцветием; 2 – цветок сбоку; 3 – цветок спереди; 4 – продольный разрез цветка; 5 – диаграмма цветка. КЛ – кроющий лист; ЦН – цветоножка; ЧШ – чашечка; ЧЛ – чашелистик; ВГ – верхняя губа венчика; НГ – нижняя губа венчика; Шп – шпорец; Т – тычинки; 3 – завязь; Ст – столбик; РЦ – рыльце

головчатым или двулопастным рыльцем. Плоды – коробочки, реже ягоды или костянки.

Большого практического значения для человека норичниковые не имеют. В них накапливаются глюкозиды, из-за чего они не поедаются животными. Однако некоторые растения имеют лекарственное значение (коровяк, наперстянка – *Digitalis*, лянка – *Linaria*); ряд видов разводятся как декоративные (кальцеолария – *Calceolaria*, губастик – *Mimulus*, львиный зев – *Antirrhinum*); многие норичниковые – сорняки (погребок, очанка – *Euphrasia*).

Вопросы по теме «Семейства зонтичные и норичниковые»:

1. Численность и ареал семейства зонтичных.
2. Жизненные формы и отдельные представители.
3. Особенности в морфологии вегетативных органов зонтичных.
4. Строение цветка и плода.
5. Формула цветка зонтичных.
6. Численность и ареал семейства норичниковых.
7. Жизненные формы и отдельные представители.
8. Особенности морфологии вегетативных органов.
9. Разнообразие в строении цветков. Плоды.

Семейство бурачниковые – *Boraginaceae*

В семействе насчитывается более 2 тыс. видов из почти 100 родов. У нас известно около 350 видов, относящихся к 50 родам.

Широко распространенное семейство, однако главным образом в сухих субтропических областях Северного полушария.

Семейство включает широкий спектр жизненных форм: травы (однолетние и многолетние), полукустарники, а в тропических регионах — лианы, кустарники и деревья.

Листья простые, очередные, обычно цельнокрайние и без прилистников, как правило, шероховатые от жестких волосков. Впрочем, наличие разного рода жестких волосков является вообще весьма характерным для всей вегетативной сферы и плодов бурачниковых.

Цветки обычно актиноморфные (редко зигоморфные), обоеполые, пятичленные, четырехкруговые. Обычно они без кроющих листьев и прицветников и собраны в завитки или дихазии из завитков (этот тип соцветий очень характерен для бурачниковых).

Околоцветник двойной. Чашечка спайнолистная, но чашелистики сростаются часто лишь в основании. Чашечка сохраняется при плодах, иногда при этом разрастаясь (рис. 56).

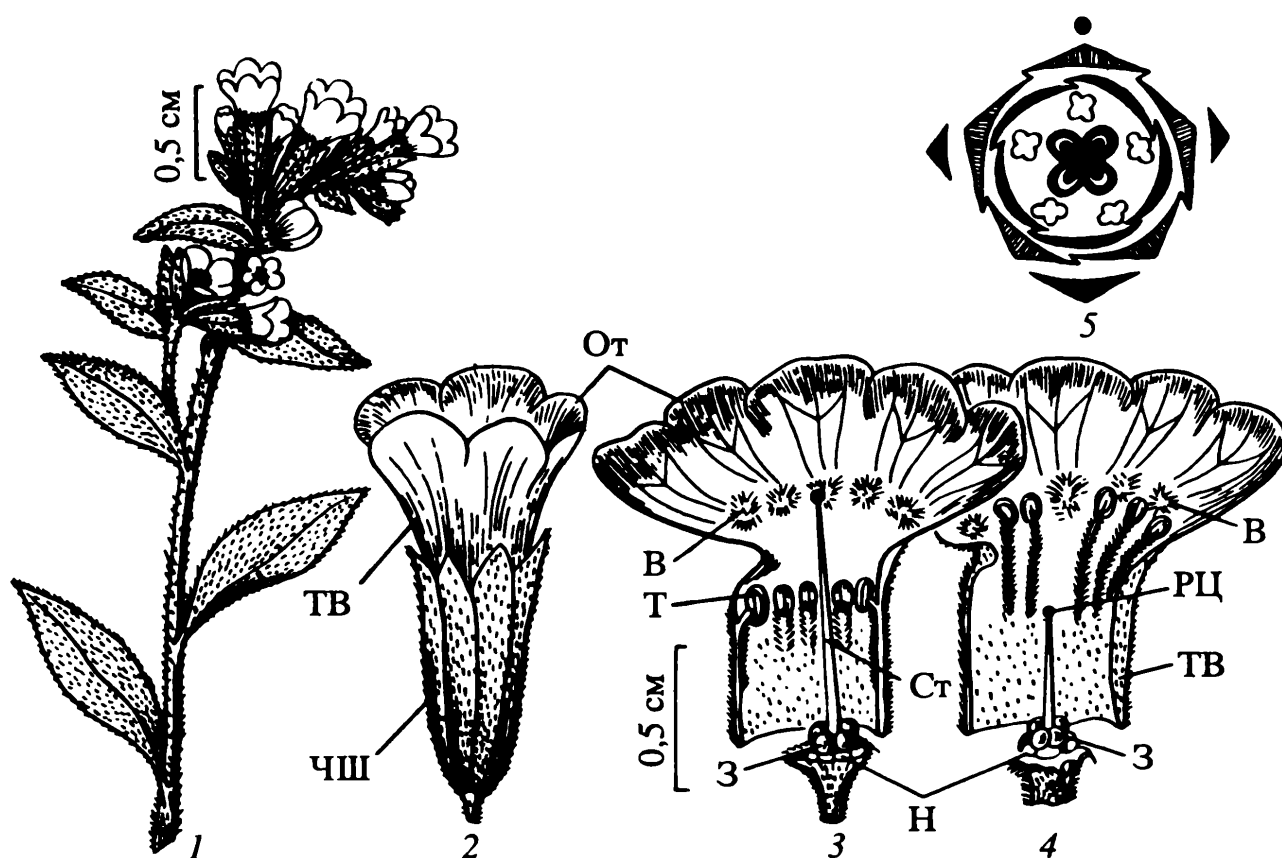


Рис. 56. Медуница неясная (*Pulmonaria obscura*)

1 — верхняя часть растения с соцветием; 2 — общий вид цветка; 3 и 4 — развернутые венчики длинно- (3) и короткостолбчатых (4) цветков; 5 — диаграмма цветка. ЧШ — чашечка; ТВ — трубка венчика; От — отгиб; В — волоски в зеве венчика; Т — тычинки; 3 — завязь; Ст — столбик; РЦ — рыльце; Н — нектарник

Венчик спайнолепестный, с длинной (медуница — *Pulmonaria*) или короткой (незабудка — *Myosotis*) цветочной трубкой. Форма венчика разнообразна, изредка он может быть зигоморфным (синяк — *Echium*). В зеве венчика часто образуются выросты лепестков в виде складок, зубцов или пучков волосков (привенчик), преграждающих доступ в цветок неопыляющим насекомым и предохраняющих внутренние части цветка от попадания дождевой воды.

Андроцей из пяти тычинок, прирастающих к трубке венчика и чередующихся с лепестками.

Гинецей ценокарпный, из двух плодолистиков. Завязь верхняя, вначале двугнездная, с двумя семязпочками в каждом гнезде; впоследствии между семязпочками возникают ложные перегородки и завязь становится четырехгнездной. Столбик один, выходящий из промежутка между лопастями завязи (гинобазический). Рыльце цельное, реже лопастное. Вокруг завязи образуется цельный или лопастный *нектароносный диск*.

Плод дробный — *ценобий*, в большинстве случаев состоящий из четырех опадающих односеменных орешковидных частей — *эремов*. Эремы у многих видов с *присемянником*, образующимся из цветоложа или из нектарников и служащим для привлечения муравьев, распространяющих их. Семена без эндосперма. У некоторых тропических видов бывают сочные костянкообразные нераспадающиеся плоды.

Как и в случае с норичниковыми, полезных растений среди бурачниковых очень мало. Ряд растений являются медоносами (медуница, синяк); есть лекарственные и декоративные растения (гелиотроп — *Heliotropium*, незабудка, окопник — *Symphytum*), известны также сорные и ядовитые (синяк, чернокорень — *Cynoglossum*, кривоцвет — *Lycopsis*).

Семейство пасленовые — *Solanaceae*

Семейство включает около 2,5 тыс. видов, относящихся к 80–90 родам. В нашей стране встречается всего лишь около 75 видов (из них 20 — культивируемые) из 15 родов, однако их важнейшее значение в хозяйственном отношении делает необходимым рассмотрение этого семейства в нашем кратком курсе.

Пасленовые распространены в умеренном, субтропическом и тропическом поясах, однако особенно много их в Южной и Центральной Америке.

В умеренных широтах пасленовые представлены главным образом травянистыми растениями, в тропических регионах преобладают кустарники (иногда вьющиеся и лазающие) и деревья.

Пасленовые имеют очередные простые листья, цельные или рассеченные, без прилистников.

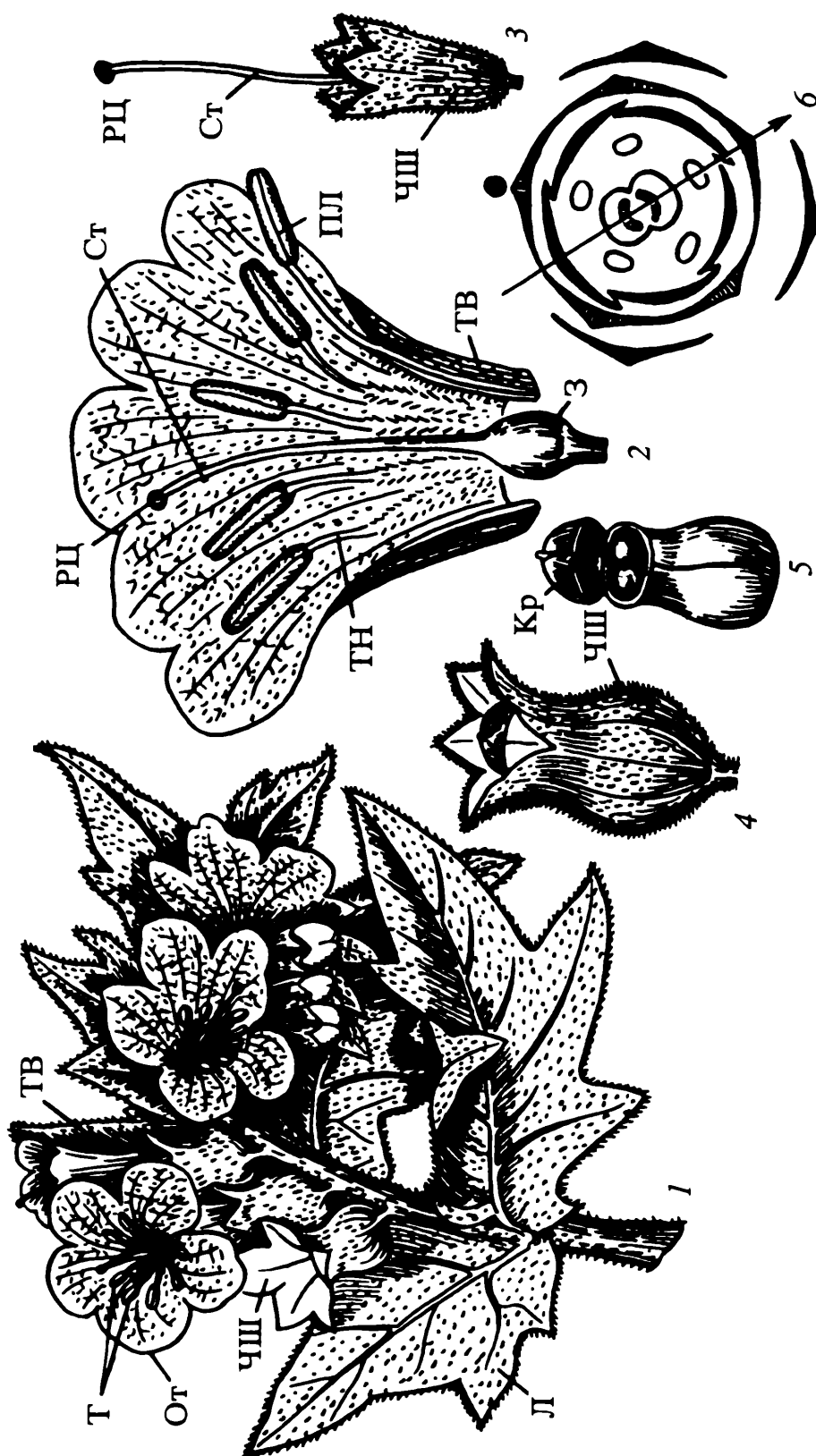


Рис. 57 Белена черная (*Hyoscyamus niger*)

1 — верхняя часть растения с цветками и листьями; 2 — развернутый венчик и пестик; 3 — чашечка с выступающим из нее столбиком; 4 — плод, окруженный чашечкой; 5 — плод, вскрывающийся чашечкой; 6 — диаграмма цветка. ТВ — трубка венчика; От — отгиб; Т — тычинки; Пл — пыльник; ТН — тычиночные нити; З — завязь; Ст — столбик; РЦ — рыльце; ЧШ — чашечка; Л — лист; Кр — крышечка

Подобно норичниковым, они имеют *биколлатеральные* сосудисто-волокнистые пучки с внутренней флоэмой.

Цветки внешне актиноморфные, но нередко вследствие косого положения завязи по отношению к срединной плоскости цветка они являются слегка зигоморфными. Соцветия цимозные, верхушечные или пазушные (завитки), реже цветки одиночные (рис. 57).

Цветки обоеполые, четырехкрупные, с двойным околоцветником.

Чашечка сростнолистная, из пяти, реже из четырех или шести, листочков, сохраняющаяся при плодах; иногда она вздувается после цветения и полностью охватывает плод (физалис — *Physalis*).

Венчик спайнолепестный, из пяти листочков, сросшихся в разной степени; обычно он широко раскрытый, трубчато-колесовидный, колокольчатый, воронковидный, реже трубчатый или двугубый.

Андроцей из пяти тычинок, приросших к трубке венчика и чередующихся с ее долями. Пыльники обычно неподвижные, расположенные конусом вокруг столбика и вскрывающиеся продольной щелью или на верхушке. В типе пыльники четырехгнездные, но иногда в результате разрушения перегородки между гнездами — двугнездные.

Гинецей ценокарпный, из двух плодолистиков. Завязь верхняя, цельная, двугнездная, реже одногнездная (иногда вследствие развития ложных перегородок — трех- или пятигнездная), с многочисленными семязачатками в каждом гнезде. Плаценты, к которым крепятся семязачатки, массивные, прикрепленные к перегородке, разделяющей гнезда. Столбик один, с цельным или двулопастным рыльцем.

Плод — ягода, костянка (редко костянковидный) или коробочка.

Многие пасленовые ядовиты вследствие наличия в них ядовитых алкалоидов. К пасленовым относятся многие важнейшие в хозяйственном отношении культивируемые растения: пищевые (картофель — *Solanum tuberosum*, томаты — *Lycopersicon esculentum*, сладкий или стручковый перец — *Capsicum annuum*, баклажан — *Solanum melongena*), лекарственные (красавка — *Atropa belladonna*, белена — *Hyoscyamus niger*, скополия — *Scopolia carniolica*), декоративные (душистый табак — *Nicotiana affinis*, петунья — *Petunia hybrida*, физалис) и технические (настоящий табак — *Nicotiana tabacum* и махорка — *Nicotiana rustica*).

Подкласс астериды — *Asteridae*

Один из самых крупных по объему подклассов цветковых растений. Наиболее широко распространены и известны семейства колокольчиковых и сложноцветных.

**Семейство сложноцветные, или астровые, –
Compositae, или *Asteraceae***

Сложноцветные – одно из крупнейших семейств цветковых растений, занимающее второе (после орхидных) место по видовому разнообразию во флоре земного шара (кроме того, это самое крупное семейство в пределах класса двудольных). Оно включает в себя 20–25 тыс. видов из примерно 1300 родов; в нашей стране известно около 3900 видов из 250 родов.

Большинство сложноцветных – многолетние или однолетние травы, иногда полукустарники и полукустарнички; в тропических и субтропических регионах встречаются кустарники и невысокие деревья, лианы, суккуленты (стеблевые и листовые).

Листья простые, обычно без прилистников, с цельными или в разной степени расчлененными листовыми пластинками; иногда листья сложные. Листорасположение почти всегда очередное, реже супротивное или мутовчатое. Часто листья образуют прикорневую розетку. У многих видов имеются млечники во всех вегетативных органах или смоляные ходы.

Цветки всегда в соцветиях – *корзинках*, которые могут быть собраны в более сложные соцветия (сложный щиток, метелка и др.). Корзинка – довольно сложный тип соцветия. Ложе корзинки, представляющее собой расширенную ось соцветия, плоское, выпуклое или вогнутое, большей частью выполненное, реже полое, гладкое, ямчатое, голое или покрытое кроющими листьями (прицветниками) в виде пленок, щетинок или волосков.

На нижней части корзинки расположены сближенные верхушечные листья, в совокупности образующие *обертку*. Листочки обертки могут быть разнообразной формы, окраски и консистенции: травянистые зеленые, пленчатые, перепончатые, с придатками или без них, однорядные, двурядные или многорядные, черепитчатые и т.д. Строение, размеры и взаиморасположение листочков обертки в совокупности с особенностями нижней части оси корзинки определяют форму обертки в целом. Самые внутренние листочки обертки являются кроющими листьями краевых (т.е. морфологически нижних) цветков корзинки. Число листочков обертки, их расположение, форма и окраска наряду с формой и особенностями ложа корзинки являются важными таксономическими признаками в систематике семейства.

Корзинки обычно содержат много цветков, реже они одно- или двухцветковые. Цветки в типе обоеполые, но нередко вследствие недоразвития андроеца или гинецея бывают женскими или мужскими, а при отсутствии их – бесполоыми. Цветки сидячие, либо все одинаковые (корзинки гомогамные), либо срединные цветки корзинки отличаются от краевых (корзинки гетерогамные), актиноморфные или

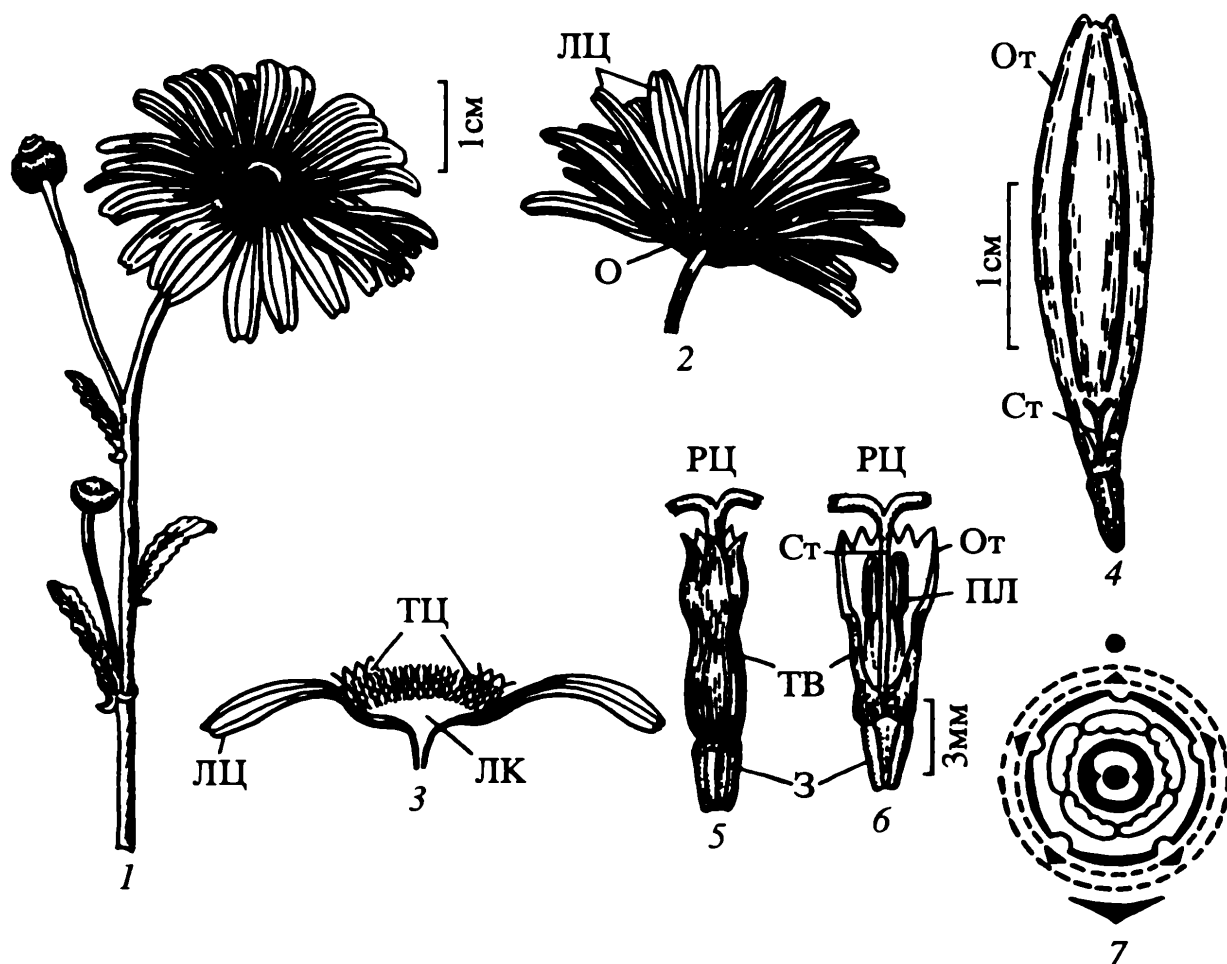


Рис. 58. Нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*)

1 — верхняя часть растения с соцветием; 2 — общий вид корзинки снизу; 3 — продольный разрез корзинки; 4 — ложноязычковый цветок; 5 — трубчатый цветок; 6 — трубчатый цветок с развернутым венчиком; 7 — диаграмма трубчатого цветка. О — обертка; ЛЦ — ложноязычковый цветок; ТЦ — трубчатый цветок; ЛК — ложе корзинки; ТВ — трубка венчика; От — отгиб; ПЛ — пыльник; З — завязь; Ст — столбик; РЦ — рыльце

зигоморфные, четырехкруговые, пятичленные, с двойным околоцветником; завязь нижняя (рис. 58).

Чашечка сложноцветных нетипична и представляет собой пленчатую кайму на верхушке завязи. Иногда она состоит из пяти пленчатых чашелистиков, часто незаметна, чашелистики видоизменены в прицепки, щетинки или волоски, образующие хохолок (паппус), разрастающийся при плоде в летучку.

По характеру симметрии и срастания лепестков, наличию или отсутствию андроцея и гинецея в семействе различают пять типов цветков.

1. *Трубчатые* — с длинной трубкой, обычно расширяющейся кверху, с коротким пятизубчатым отгибом, образованным свободными верхушками лепестков. Цветки обоеполые, реже однополые, актиноморфные. Трубчатый цветок является исходным типом в семействе.

2. *Язычковые* — обоеполые, с короткой трубкой и пластинчатым пятизубчатым отгибом. Язычковый венчик является производным от трубчатого — образуется одnogубый венчик, от трубки которого отхо-

дит один язычок, имеющий по краю пять зубчиков соответственно участию в его образовании всех пяти лепестков. Цветок, таким образом, зигоморфный.

3. *Воронковидные* — бесполое, с длинной изогнутой, кверху сильно расширенной трубкой венчика с большим числом зубцов вследствие частичного расщепления свободных окончаний лепестков. Цветки зигоморфные, встречаются только по периферии корзинок и выполняют функцию привлечения насекомых-опылителей.

4. *Двугубые* — обоеполые или однополые, с довольно длинной трубкой, от которой отходят верхняя губа из двух свободных зубцов и нижняя пластинчатая губа в виде язычка с тремя зубцами на верхушке. Цветок зигоморфный.

5. *Ложноязычковые* — производные двугубых цветков путем укорочения трубки и редукции верхней губы; обычно пестичные, реже бесполое. Ложный язычок образован тремя лепестками, на что указывают три зубчика на его верхушке. Цветки зигоморфные, располагаются только в краевой части корзинки.

Устройство андроеца сложноцветных оригинально и не имеет аналогов в других семействах цветковых растений. Он состоит из пяти тычинок, чередующихся с лепестками. Основания тычиночных нитей прирастают к трубке венчика. Пыльники неподвижные, линейные, большей частью сросшие в трубку, окружающую столбик. Нередко пыльники имеют придатки, возникающие из связника или оснований пыльников. Пыльники открываются в полость трубки продольными щелями, и пыльца попадает на рыльце, покрытое волосками.

Гинецей псевдомономерный, состоящий из двух сросшихся плодolistиков, образующих нижнюю одногнездную завязь с единственным семязачатком, прикрепленным к дну завязи. Столбик длинный, нитевидный, разделенный наверху на две лопасти, под которыми иногда имеется утолщение либо кольцо выметающих волосков. Плод — семянка с хохолком из волосков, прикрепленных непосредственно к верхушке завязи или приподнимающихся над плодом на носике, развивающемся из верхушки завязи. Иногда семянки без хохолка (подсолнечник — *Helianthus*). Распространению плодов способствует не только хохолок, но и листочки обертки, если они снабжены крючочками или другими выростами. Единственное семя без эндосперма и с крупным зародышем занимает почти всю полость плода и часто срастается с околоплодником.

Для некоторых сложноцветных (одуванчик — *Taraxacum*, ястребинка — *Hieracium*) характерен апомиксис (агамоспермия) — развитие семян без оплодотворения.

Сложноцветные имеют большое хозяйственное значение как пищевые, жирномасличные, пряно-ароматические, лекарственные, декоративные и даже каучуконосные растения.

Вопросы по теме «Семейства бурачниковые, пасленовые и сложноцветные»:

1. Численность и ареал семейства бурачниковых.
2. Жизненные формы и отдельные представители.
3. Особенности в морфологии вегетативных органов.
4. Строение цветка. Плоды.
5. Численность и ареал семейства пасленовых.
6. Жизненные формы и отдельные представители.
7. Строение цветка. Плоды.
8. Практическое значение представителей пасленовых.
9. Численность и ареал семейства сложноцветных.
10. Жизненные формы и представители.
11. Соцветие сложноцветных. Два типа соцветия — корзинки.
12. Типы цветков. Плоды.

Класс однодольные – *Monocotyledones*

Класс однодольные, согласно А.Л. Тахтаджяну (1987), включает 4 подкласса, 104 семейства, 3000 родов и около 63 тыс. видов. По-видимому, древнейшие однодольные произошли от примитивных двудольных.

Подкласс лилииды – *Liliidae*

Крупнейший подкласс однодольных, охватывающий более 90% видового разнообразия этого класса. Сюда относятся все важнейшие семейства однодольных. Подкласс включает в себя 21 порядок и более 70 семейств, наиболее важные из которых — лилейные, осоковые и злаки.

Семейство лилейные – *Liliaceae*

Объем типового семейства класса однодольных по-разному понимается различными исследователями. Согласно одной из точек зрения, лилейные включают в себя около 1300 видов, распределенных среди 45 родов. В нашей стране известно 340 видов и 26 родов.

Несмотря на довольно широкое распространение, лилейные тяготеют главным образом к умеренным областям Северного полушария (в особенности — Западная и Восточная Азия и Гималаи).

Большинство лилейных — многолетние травы с сочными запасными подземными органами (корневищами, луковицами). Редко это лианы или деревья своеобразного облика.

Листья чаще всего удлинённые ланцетовидные или линейные, параллельно- или дугонервные, обычно цельнокрайние, очередные (иногда супротивные или мутовчатые). Иногда листья могут быть редуцированы, и в этом случае фотосинтезируют видоизменённые побеги — кладодии и филлокладии.

Цветки различных размеров собраны в кисти, метелки, колосья или зонтиковидные соцветия, реже цветки одиночные (тюльпан — *Tulipa*). Цветки актиноморфные, обоеполые, с простым венчиковидным околоцветником, циклические.

Околоцветник из двух трехчленных кругов, отдельно- либо сростнолистный, в основании листочков околоцветника иногда развиваются нектарники.

Андроцей обычно из шести тычинок, расположенных в два круга. В цветках со сростнолистным околоцветником тычиночные нити прирастают к трубке околоцветника.

Гинецей обычно ценокарпный из трех (реже двух или четырех) плодолистиков, образующих одну верхнюю трех- (двух-, четырех-) гнездную завязь. От ее верхушки отходит один или несколько столбиков, количество которых соответствует числу плодолистиков, образующих гинецей.

Плод — коробочки, вскрывающиеся несколькими способами, либо ярко окрашенные ягоды. Семена с эндоспермом, содержащим белки, масла, реже крахмал.

Лилейные играют важную роль в растительном покрове некоторых регионов, растительных зон и горных поясов (степи, полупустыни, субтропические области с периодическим недостатком влаги и т.д.).

Семейство включает в себя ряд пищевых и витаминных растений (луки — *Allium*, спаржа — *Asparagus*). Есть здесь лекарственные (ландыш), декоративные (лилия — *Lilium*, тюльпан, рябчик — *Fritillaria*) и ядовитые (чемерица — *Veratrum*, вороний глаз — *Paris*) растения.

Вопросы по теме «Класс однодольные. Семейство лилейные»:

1. Численность класса однодольных.
2. Численность и ареал семейства лилейных.
3. Жизненные формы и представители.
4. Особенности в морфологии вегетативных органов.
5. Разнообразие в строении цветков. Плоды.
6. Роль лилейных в растительном покрове.

Семейство осоковые — *Cyperaceae*

Крупное семейство, включающее около 120 родов и 5600 видов. На территории нашей страны обитает около 560 видов, относящихся к

22 родам. Представители семейства распространены практически по всему земному шару; многие виды встречаются в массовом количестве и играют существенную роль в сложении растительного покрова многих регионов, в особенности в местообитаниях с достаточным и избыточным увлажнением.

Осоковые — главным образом многолетние (реже однолетние) корневищные травы. Корневища могут быть длинные либо укороченные; в последнем случае появляются тесно скученные надземные побеги, образующие более или менее плотные дерновники или кочки. Стебли в поперечном сечении чаще трехгранные, реже округлые, сплошные, часто острошероховатые. Ветвление происходит на уровне почвы или под землей, в *зонах кущения*, представляющих собой основания побегов со сближенными пазушными почками, из которых развиваются боковые побеги.

Листья расположены трехрядно (в отличие от злаков), преимущественно в нижней части стебля. Листья очередные, в большинстве случаев с замкнутыми влагалищами, плотно охватывающими стебель, и узколинейной пластинкой. В месте перехода влагалища в пластинку у осок имеется небольшой пленчатый вырост — язычок. Нижние листья обычно чешуевидные, представляющие собой влагалище без пластинки.

Цветки мелкие, невзрачные, обоеполые или однополые, анемофильные, циклические, с простым околоцветником или голые, расположены в пазухах кожистых чешуевидных листьев. Цветки собраны в *колоски* (иногда одноцветковые), которые в свою очередь организованы в более сложные головчатые, зонтиковидные, метельчатые или колосовидные соцветия. В разветвленных соцветиях каждая веточка выходит из пазухи кроющего листа, против которого в основании веточки расположен *предлист* с двураздельной верхушкой, плотно прижатый к стеблю. Кроющие листья либо пленчатые, либо схожи с нормальными зелеными листьями. В обоеполых цветках околоцветник в виде шести пленочек или чешуек, чаще в виде 1–6 или многих щетинок, или же совсем редуцирован и тогда цветки голые. Однополые цветки без околоцветника.

Андроцей состоит из трех, реже шести или двух, тычинок. Пыльники неподвижные, продолговатые или линейные, свешивающиеся из колоска на длинных нитях. Пыльники прикреплены к тычиночной нити своим основанием (в отличие от злаков).

Гинецей псевдомономерный, образован двумя либо тремя плодолистиками. Завязь верхняя, одногнездная, с одной семязпочкой. Столбик с тремя или двумя длинными нитевидными волосистыми рыльцами. Число рылец соответствует числу плодолистиков, образовавших гинецей. У некоторых родов столбик в основании расширенный, сохраняющийся при плоде (ситняг — *Eleocharis*).

Плод – трехгранный шаровидный или сплюснутый *орешек*, голый или окруженный остающимся околоцветником или обрастающим его предлистом (род осока – *Carex*). Семя с мучнистым эндоспермом, окружающим зародыш.

Практическое значение осоковых невелико. Как кормовые растения осоковые малоценны и значительно уступают злакам, поскольку жестки вследствие высокого содержания кремнезема, в них мало фосфора и кальция. Кормовую ценность имеют лишь некоторые пустынные, степные, высокогорные и некоторые тундровые виды.

Центральным родом семейства, богатейшим по видовому составу (около 1500 видов) и играющим существенную роль в растительном покрове земного шара, является род *осока*. Вегетативная сфера осок может характеризоваться признаками, общими для всего семейства.

Особенности побегообразования в большой степени определяют внешний облик (габитус) растения. Побеги, развивающиеся из пазушных почек зоны кушения, могут быть внутривлагалищными, если они растут внутри влагалищ кроющих листьев, не прорывая их, и невлагалищными, если они прорывают влагалища кроющих листьев. По направлению роста различают вертикальные побеги, растущие вверх, и горизонтальные (корневища). У осок с внутривлагалищными вертикальными побегами образуется плотная дерновина.

Цветки однополые, голые (рис. 59). Некоторые осоки двудомны. Пестичные цветки образуют сложный колос: в пазухе каждой кроющей чешуи, сидящей на оси колоса, развивается ось второго порядка, несущая предлист, обращенный спинкой к главной оси. Выше предлиста на той же боковой оси расположен пестик с длинным столбиком и двумя-тремя (по числу плодолистиков) нитевидными волосистыми рыльцами. Предлист, срастаясь краями вокруг пестика, образует мешочек, верхушка которого может быть вытянута в разных размеров длинный или короткий двузубчатый носик или лишена носика. Из носика выступает верхняя часть столбика с рыльцами. Форма мешочка и его окраска в зрелом состоянии, число и степень выраженности жилок на нем, строение носика, соотношение между длиной кроющей чешуи и высотой мешочка имеют важное таксономическое значение.

По характеру расположения тычиночных и пестичных цветков однодомные виды осок делятся на две группы: *равноколосковые* и *разноколосковые*. У равноколосковых осок пестичные и тычиночные цветки располагаются в одних и тех же колосках, число которых может быть от одного до нескольких. В таком смешанном колоске тычиночные цветки могут располагаться в верхней части, а пестичные – в нижней (колосок андрогенный), либо тычиночные цветки – в нижней части, а пестичные – в верхней (колосок гинеандрический). У разноколосковых осок колоски с пестичными цветками обычно находятся на стебле

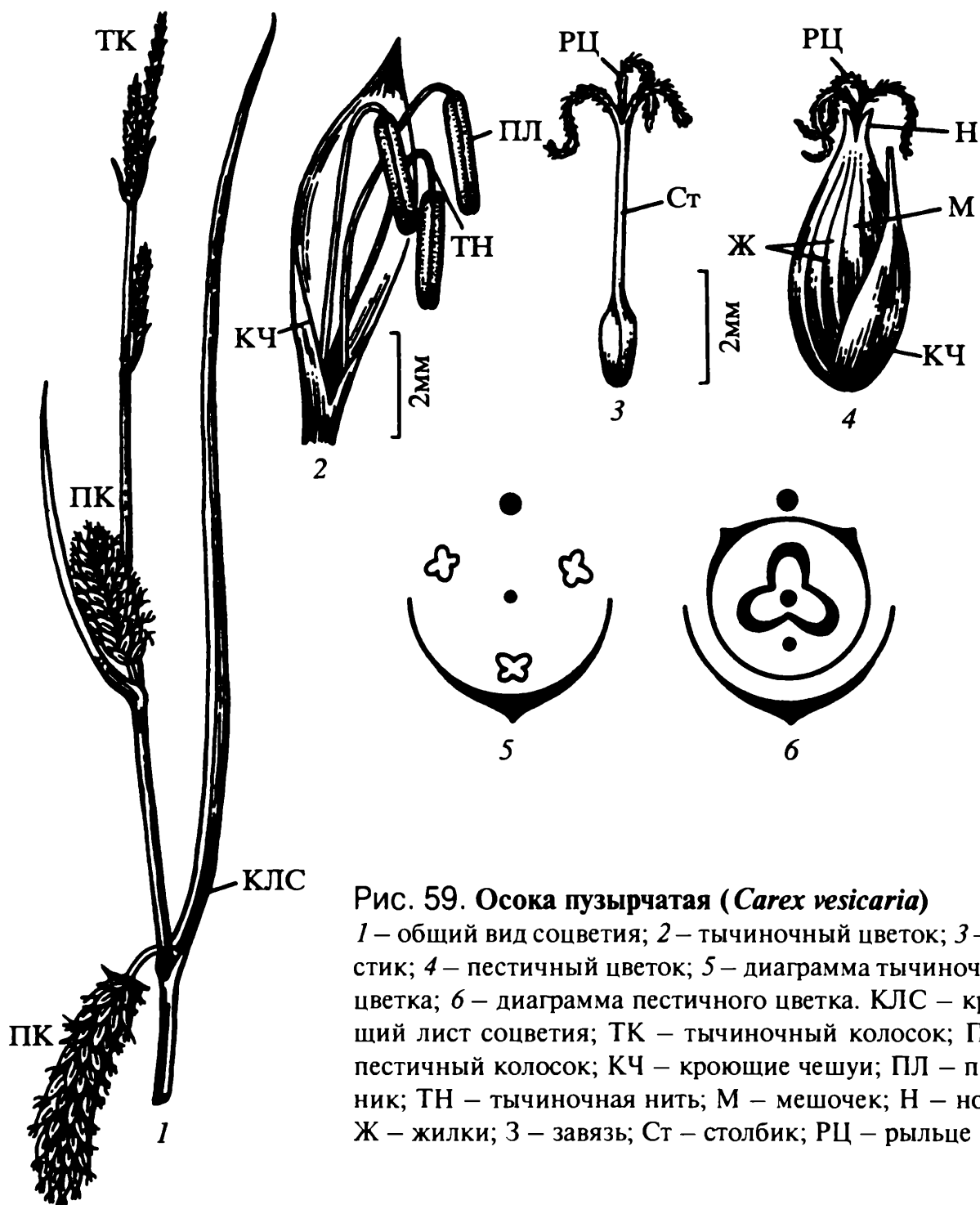


Рис. 59. Осока пузырчатая (*Carex vesicaria*)

1 – общий вид соцветия; 2 – тычиночный цветок; 3 – пестик; 4 – пестичный цветок; 5 – диаграмма тычиночного цветка; 6 – диаграмма пестичного цветка. КЛС – кроющий лист соцветия; ТК – тычиночный колосок; ПК – пестичный колосок; КЧ – кроющие чешуи; ПЛ – пыльник; ТН – тычиночная нить; М – мешочек; Н – носик; Ж – жилки; З – завязь; Ст – столбик; РЦ – рыльце

ниже тычиночных. Пестичные колоски могут быть сидячими или располагаться на ножках.

Плод – орешек, окруженный мешочком. Мешочки, наполненные воздухом, легко переносятся водой на значительные расстояния, что для осок немаловажно, в особенности если вспомнить о том, что многие виды растут у воды или прямо в воде.

Семейство злаки, или мятликовые, – *Gramineae*, или *Poaceae*

Злаки – одно из крупнейших семейств из класса однодольных растений, в пределах которого оно занимает после орхидных второе место

(а среди семейств цветковых растений в целом — четвертое место), включая примерно 11 тыс. видов из 900 родов; в нашей стране известно более тысячи видов из 180 родов.

Представители семейства широко распространены по всему земному шару, играют одну из важнейших ролей в растительном покрове и занимают господствующее положение при формировании целого ряда типов травяной растительности: лугов, степей, прерий, пампы, саванн и некоторых других. Это главным образом многолетние травянистые растения с придаточной корневой системой. Реже это однолетние растения; к деревянистым злакам относятся лишь бамбуки, растущие в тропиках и субтропиках, несколько видов которых встречаются дикорастущими и у нас — на Сахалине и Курильских островах.

Стебель злаков главным образом тонкий, цилиндрический, с полыми междоузлиями и лишь в узлах заполненный паренхимной тканью (соломина). У некоторых злаков (например, у представителей триб просовых, сорговых, маисовых) полости в стебле нет или она очень мала.

Листья очередные, расположены двурядно (угол расхождения между ними 180°) и состоят из длинного цилиндрического влагалища, охватывающего стебель, и обычно узколинейной пластинки. Края влагалища у большинства видов налегают один на другой, срастаясь лишь в самом основании и свободные на остальном протяжении (влагалище незамкнутое); у некоторых злаков края влагалища срастаются почти на всем протяжении (влагалище замкнутое). В месте перехода влагалища в листовую пластинку находится прозрачный, цельный или рассеченный вырост (язычок) длиной от долей миллиметра до нескольких сантиметров. Иногда язычка нет или он видоизменен в волоски или щетинки. Края влагалища, расположенные на уровне прикрепления язычка, разрастаясь, образуют *ушки*, в разной степени охватывающие стебель. В нижней части междоузлий находится интеркалярная зона роста.

Как у многолетних, так и у однолетних злаков ветвление побегов происходит почти всегда лишь в нижних частях (под землей или над поверхностью почвы). Здесь находится так называемый узел (зона) кущения, представляющий собой основания побегов со сближенными узлами и расположенными в пазухах чешуевидных листьев почками, из которых образуются боковые побеги. Побеги, развивающиеся внутри влагалища кроющего листа, называются внутривлагалищными; побеги, прорывающие влагалище кроющего листа и растущие в сторону от материнского стебля, называются невлагалищными.

В зависимости от длины подземной части побегов и направления их роста различают *корневищные*, *рыхлокустовые* и *плотнокустовые* злаки. У корневищных злаков невлагалищные побеги образуют длинные, простирающиеся в земле на некоторой глубине от ее поверхности ветвящиеся корневища, от которых отходят олиственные

надземные побеги, обычно удаленные друг от друга. У рыхлокустовых злаков подземная часть вневлагалищных побегов короткая (2–10 см), концы побегов, дуговидно изгибаясь к поверхности почвы, превращаются в надземные побеги. В результате развивается рыхлая дерновина, состоящая из материнского побега и расположенных на некотором расстоянии от него многочисленных преимущественно бесплодных боковых побегов. У плотнокустовых злаков, имеющих внутривлагалищное возобновление, формируется плотная дерновина, боковые побеги растут вертикально и плотно прижаты к стеблю материнского растения.

Надземная часть злаков обычно ежегодно отмирает, остаются живыми только подземные или приземные участки, которые входят в состав корневищной основы многолетнего злака.

Анемофильные цветки собраны в элементарное соцветие, называемое у злаков *колоском* (рис. 60). Они образуют сложные соцветия, расположенные на верхушках стеблей: сложный колос, метелку, султан, или ложный колос, и др. В сложном колосе колоски сидячие, расположенные на выступах оси в два или несколько рядов и обращенные к оси соцветия широкой (рожь, пырей) или узкой (плевел) сторонами. Метелка из колосков — раскидистое соцветие, в котором колоски сидят на концах длинных простых или разветвленных веточек, расположенных большей частью мутовками на главной оси соцветия (овес, мятлик). Султан, или ложный колос, по внешнему виду сходен со сложным колосом, но по структуре представляет метелку из большого числа мелких скученных колосков, сидящих на концах коротких, разветвленных, прижатых к главной оси соцветия веточек, которые хорошо видны при сгибании султана. Форма колосков различна: линейная, шиловидная, широкояйцевидная или других очертаний. Размеры их колеблются от нескольких миллиметров до 2 см и более.

Колоски могут состоять из одного, двух-трех или большего числа цветков. Верхние цветки иногда недоразвиты. Каждый колосок имеет главную ось, на которой в два ряда (аналогично листьям на вегетативном побеге) располагаются специализированные чешуевидные листья, резко отличающиеся по размерам, форме и строению от листьев вегетативной части побега. Чешуевидные листья колосков гомологичны влагалищам ассимилирующих листьев.

Обычно первые два нижних чешуевидных листа, сидящих на оси колоска, бесплодны, т.е. не несут в пазухах цветков. Эти чешуи называются в соответствии с их положением на оси колоска *нижней* и *верхней колосковыми чешуями*. Реже колосковых чешуй не две, а четыре (душистый колосок — *Anthoxanthum*), одна (плевел — *Lolium*) либо они отсутствуют (белоус — *Nardus*). В основании иногда чешуи срастаются.

Чешуи могут быть равны колоску, короче или длиннее его. Обычно они ланцетные, плотные, часто с пленчатым краем, острые или тупые,

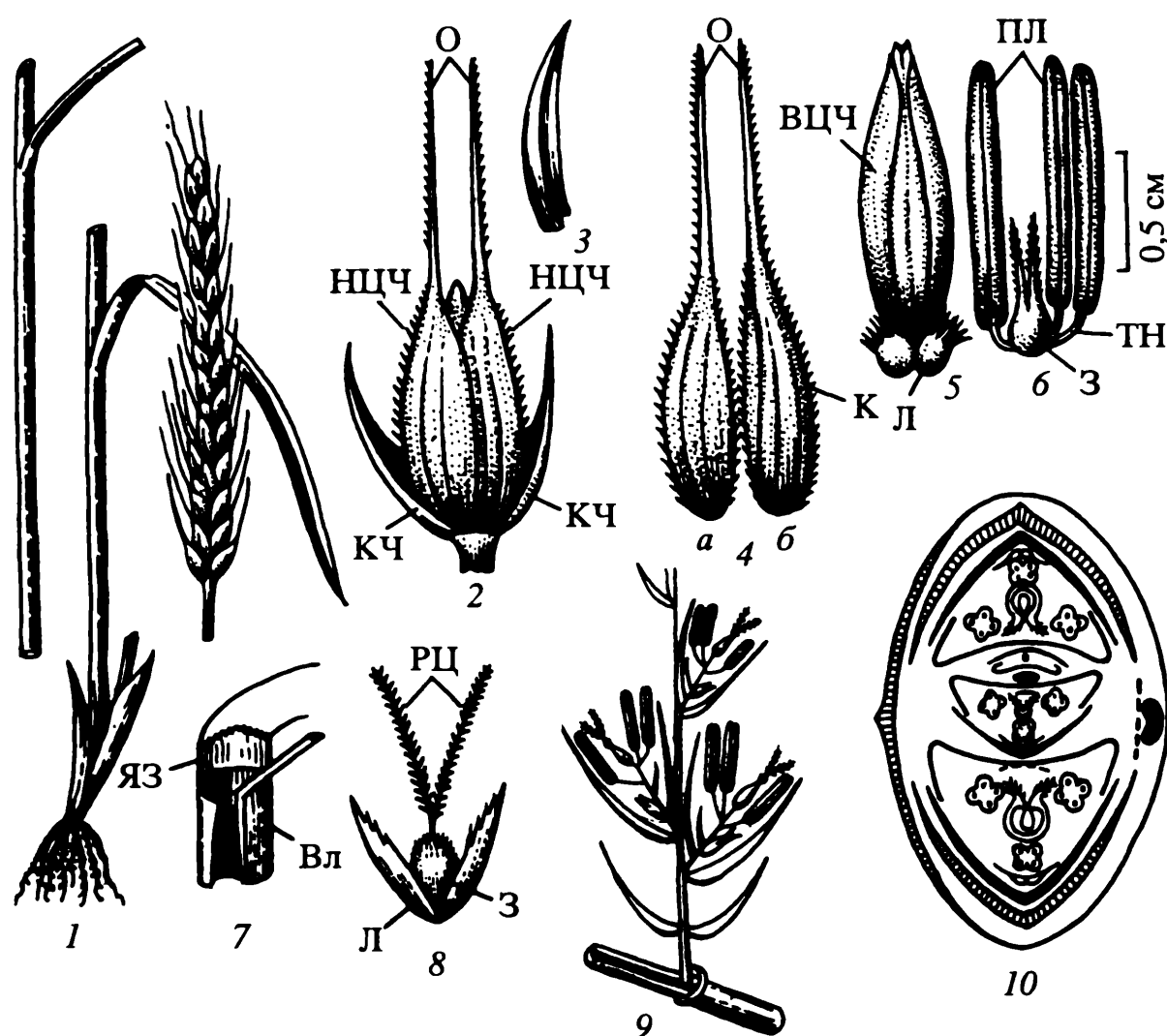


Рис. 60. Рожь посевная (*Secale cereale*)

1 – общий вид растения с соцветием; 2 – общий вид двухцветкового колоска; 3 – колосковая чешуя (КЧ); 4 – нижняя цветковая чешуя (НЦЧ) (а – вид спереди, б – вид сзади); 5 – верхняя цветковая чешуя (ВЦЧ) с лодикулами (Л); 6 – тычинки и пестик; 7 – язычок (ЯЗ) с участком влагиалища (Вл) и листовой пластинки; 8 – пестик с лодикулами; 9, 10 – схема и диаграмма трехцветкового колоска злака. К – киль; О – ость; ПЛ – пыльник; ТН – тычиночная нить; З – завязь; РЦ – рыльце

с хорошо развитыми средней и боковой жилками, на спинке килеватые или округлые, иногда с остью.

Цветки злаков мелкие, циклические, обоеполые, реже однополые. Чешуи, расположенные на оси колоска выше колосковых, плодущие (в их пазухах располагаются цветки). В основании цветка имеется *нижняя цветковая чешуя*, прикрепленная к оси колоска. Она обычно крупнее колосковых чешуй, сходна с ними по форме, с жилками, иногда с килем, несущим у некоторых видов реснички или шипики, острая или тупая, с усеченной или раздвоенной верхушкой. У многих злаков от верхушки, ниже верхушки или от спинки близ основания нижней цветковой чешуи отходит короткая или длинная *ость* (по происхождению ость – метаморфизированная листовая пластинка). Ость

может быть прямой, согнутой, простой или на верхушке раздельной, в основании иногда закрученной, покрытой волосками, иногда длинными (перистые ковыли — *Stipa*). Верхняя цветковая чешуя располагается на оси цветка выше нижней цветковой чешуи и обращена спинкой к оси колоска. Обычно она пленчатая, двукилеватая, между килями немного вогнутая, на верхушке часто слегка расщепленная, всегда безостая. У некоторых злаков она отсутствует.

Выше верхней цветковой чешуи расположены околоцветные пленки — лодикулы. Лодикулы мелкие, прозрачные, в верхней части слегка расщепленные или опушенные длинными волосками, в основании сросшиеся. Как правило, лодикул две, но у некоторых ковылей их три, у перловника (*Melica*) — одна, у лисохвоста (*Alopecurus*) их нет. Большинство ученых рассматривают лодикулы как сильно редуцированный внутренний круг околоцветника. Во время цветения у большинства злаков лодикулы набухают, раздвигают цветковые чешуи, способствуя тем самым выходу тычинок и рылец пестика из цветка.

Андроцей обычно из трех тычинок, реже из двух, шести или более (бамбуки). Тычиночные нити в бутоне короткие, при раскрытии цветка быстро вытягиваются до 1–1,5 см. Пыльники длинные, линейные, раздваивающиеся на концах, прикрепляющиеся к тычиночной нити в центре.

Гинецей апокарпный, из одного плодолистика. Пестик один, с округлой одногнездной верхней завязью, с двумя перистыми рыльцами (реже рыльце одно или три). Семяпочка одна.

Вопрос о происхождении цветка злаков является дискуссионным. Согласно одной из гипотез, цветок злаков выводится из цветка обычного лилейного типа с двумя трехчленными кругами околоцветника, двумя трехчленными кругами тычинок и трехчленным ценокарпным гинецеем. Возникновение цветка злаков сопровождалось редукцией двух листочков околоцветника (по одному в каждом круге), два оставшихся наружных листочка срослись, образовав верхнюю цветковую чешую, а оставшиеся листочки внутреннего круга превратились в лодикулы. Из двух кругов андроцея сохранился лишь один наружный круг, один из плодолистиков редуцировался и гинецей стал паракарпным. Нижняя цветковая чешуя представляет собой кроющий лист цветка. Согласно этой точке зрения, формула цветка злаков имеет следующий вид:

$$\uparrow P_{(2)+2} A_3 G_{(2)}.$$

Согласно другой точке зрения, колосок злаков представляет собой видоизмененный расщепленный побег. Колосковые чешуи возникли в результате расщепления предлиста этого побега на две части. Нижняя цветковая чешуя — это кроющий лист, а верхняя цветковая чешуя —

предлист бокового побега, несущего цветок. Лодикулы рассматриваются как расщепленное почти до основания влагалище первого нижнего листа. Сам цветок голый, состоит из тычинок и пестика. Завязь верхняя, гинецей апокарпный. В этом случае формула цветка должна иметь следующий вид:

$$^*P_0 A_3 G_1.$$

Плод — *зерновка*, опадающая обычно с остающимися при ней цветковыми, а иногда и колосковыми чешуями. Для зерновки характерно плотное соединение семенной кожуры с околоплодником. Семя с крахмалистым эндоспермом, занимающим большую часть объема зерновки. Зародыш расположен у основания зерновки, примыкая к эндосперму *щитком*, который обычно рассматривается как видоизмененная семядоля зародыша. У многих злаков на зародыше со стороны, противоположной щитку, развивается чешуйка, называемая *эпибластом* и считающаяся рудиментом второй семядоли. Осевая часть зародыша состоит из почечки, покрытой колпачком (*колеоптиле*), и зародышевого корня, окруженного *колеоризой*. Между почечкой и зародышевым корнем располагается *гипокотиль* (*подсемядольное колено*).

Злаки играют выдающуюся роль в жизни человека. Особенно велико значение хлебных злаков, в ряду которых рис, пшеница и кукуруза являются основными продуктами питания. Многие дикорастущие злаки имеют высокую кормовую ценность и составляют основу кормов сельскохозяйственных животных. Используются злаки также в бумажном и текстильном производстве, строительстве, химической и эфиромасличной промышленности и т.д.

Вопросы по теме «Семейства осоковые и злаки»:

1. Численность и ареал семейства осоковых.
2. Жизненные формы и представители.
3. Морфология вегетативных органов.
4. Разнообразие в строении цветков. Плоды.
5. Особенности в морфологии вегетативных органов рода осока.
6. Разноколосковые и равноколосковые осоки.
7. Численность и ареал семейства злаков.
8. Жизненные формы и представители.
9. Особенности в морфологии вегетативных органов.
10. Строение цветка.
11. Элементарное соцветие — колосок.
12. Основные типы сложных соцветий.
13. Строение плода зерновки.
14. Роль злаков в растительном покрове и в жизни человека.

ОСНОВЫ ГЕОБОТАНИКИ

Глава 4

ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ

ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ И ЕЕ МЕСТО В СИСТЕМЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

Одной из важнейших составляющих *геоботаники* как комплекса научных дисциплин, изучающих сложнейшее в структурном и функциональном отношении природное образование, именуемое *растительным покровом*, является *фитогеография*. Предмет фитогеографии — рассмотрение ботанических явлений в пространстве, в географической перспективе. Она изучает закономерности распределения растений и растительных сообществ по поверхности земного шара. Из этого следует, что фитогеография — наука, находящаяся на стыке биологии (ботаники) и географии, являющаяся частью ботаники, но одновременно и частью важнейшей для понимания органического мира географической дисциплины — *биогеографии*.

В пределах фитогеографии к настоящему времени выделились и развиваются две научные дисциплины — *география растений* и *география растительности*. Естественно, исторически сложившееся разделение единой ботанико-географической науки на упомянутые дисциплины связано в первую очередь со спецификой объекта исследований, а вследствие этого и со спецификой методов и подходов к изучению этих объектов. В данной главе мы уделим внимание основным положениям географии растений.

Предметом географии растений является изучение распределения по земному шару прежде всего видов растений, а также под- и надвидовых таксонов (подвидов, разновидностей, форм; подродов, родов, триб, подсемейств, семейств, порядков и т.д.), что существенно отличает географию растений от географии растительности, предметом которой является изучение географического распределения *раститель-*

ных сообществ (лесов, лугов, болот, степей и т.д.) и синтаксонов различного ранга, в которые растительные сообщества объединяются в процессе тех или иных методов и процедур классификации растительности.

В соответствии с предметом исследования география растений тесно связана с *систематикой растений*, «изучающей и классифицирующей те объекты, освещение географической специфики которых является предметом ее — географии растений — забот» (Толмачев, 1974). Представление о географическом распространении растений складывается из установленных фактов присутствия конкретных растений в конкретных пунктах земной поверхности. Однако отдельные особи не являются объектом исследования для географии растений. На основании упомянутого фактического материала исследователь создает представление о распределении отдельных видов растений, устанавливает характер и пределы их распространения. Таким образом, вид как объект изучения, как своего рода «единица измерения» имеет для географии растений такое же краеугольное значение, как и для систематики.

И даже в тех случаях, когда ставится цель познания географического распространения какого-либо рода или другого надвидового таксона, процедура сводится прежде всего к установлению распространения всех видов данной систематической группы и к обобщению сведений о их распространении.

География растений, в свою очередь, состоит из нескольких научных дисциплин, изучающих различные аспекты распределения растений по поверхности Земли, из которых в первую очередь следует отметить *фитохорологию* (или хорологию растений, или учение об ареалах) и *флористическую географию растений* (или флористическую фитогеографию, или флористику, или учение о флорах).

ОСНОВЫ ФИТОХОРОЛОГИИ

Объектом изучения фитохорологии являются *ареалы* видов растений, а также других таксонов царства растений под- и надвидового уровня. Под *ареалом* в географии растений понимается *часть поверхности земного шара, в пределах которой встречается данный конкретный вид растения или другой таксон*. В результате фитохорологического изучения исследователь получает ответ на вопрос о том, как данный таксон распространен по земной поверхности (для водных растений, естественно, и по акватории).

Первоосновой для изучения характера распространения вида является сбор конкретных фактов присутствия особей, относящихся к этому виду, в конкретных точках земной поверхности. Таковыми фактами могут быть, например, литературные данные, научные сообщения

коллег, личные наблюдения исследователя в экспедиционных условиях и т.д. Однако наиболее объективным источником подобной информации являются тщательно документированные и надежно определенные *гербарные коллекции*.

Представление об ареале исследователь получает в результате нанесения на карту собранных им данных. Именно в картографическом исполнении ареал легко доступен для изучения и анализа, а ареалы различных таксонов могут быть легко сопоставимы. Исходным методом для отображения ареала на карте является *точечный метод*. На карту в виде точек наносят все известные местонахождения изучаемого вида (рис. 61), получая представление об общих очертаниях ареала (хотя его границы и не изображены). Однако карта ареала, составленная точечным методом, это главным образом свод фактов без какого-либо научного комментария. Используя различные условные знаки (геометрические фигуры) и разный характер их заливки, на одной точечной карте можно разместить ареалы нескольких таксонов, что очень удобно при их сравнительном анализе.

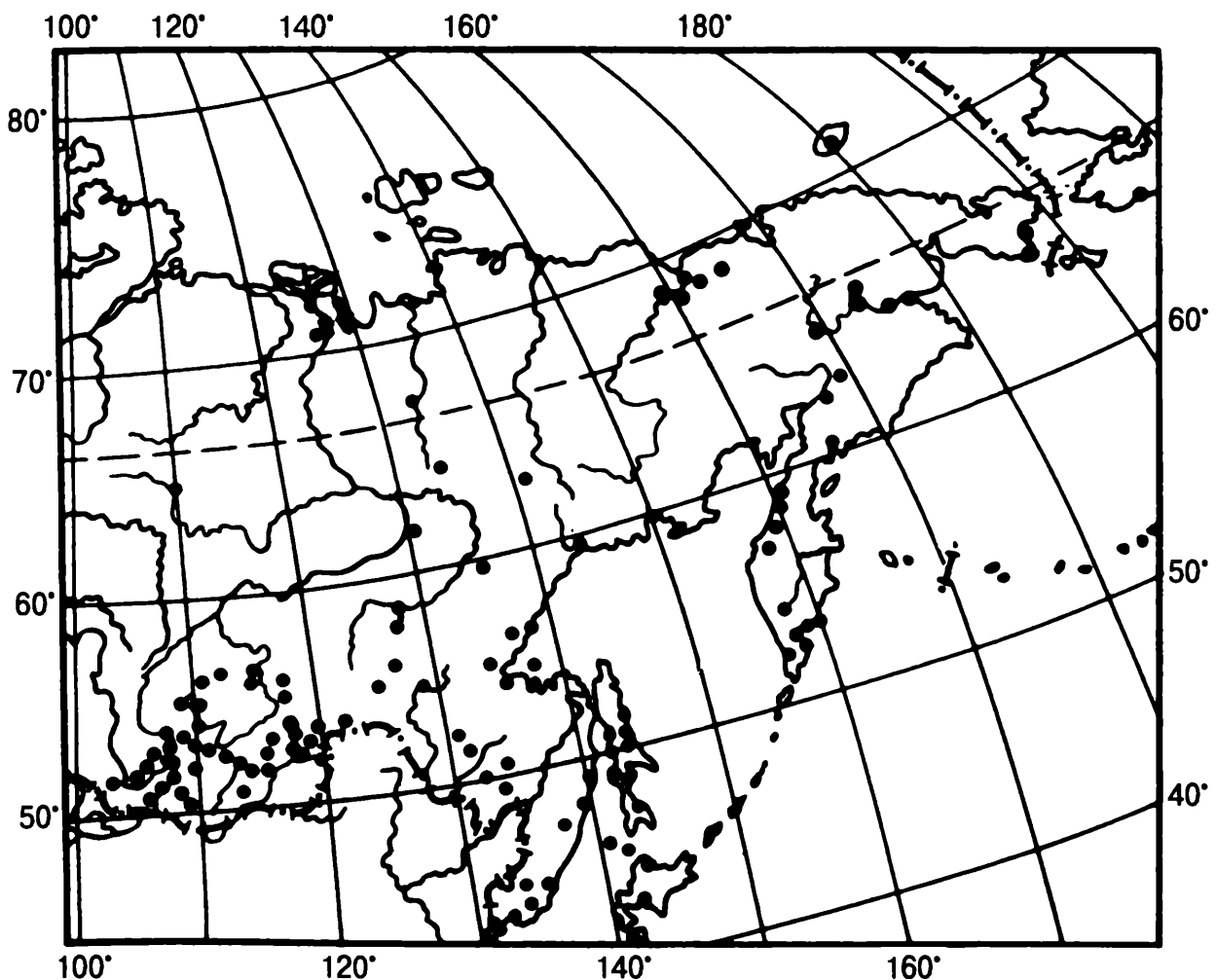


Рис. 61. Карта распространения селлагинеллы сибирской (*Selaginella sibirica*) (точечный метод)

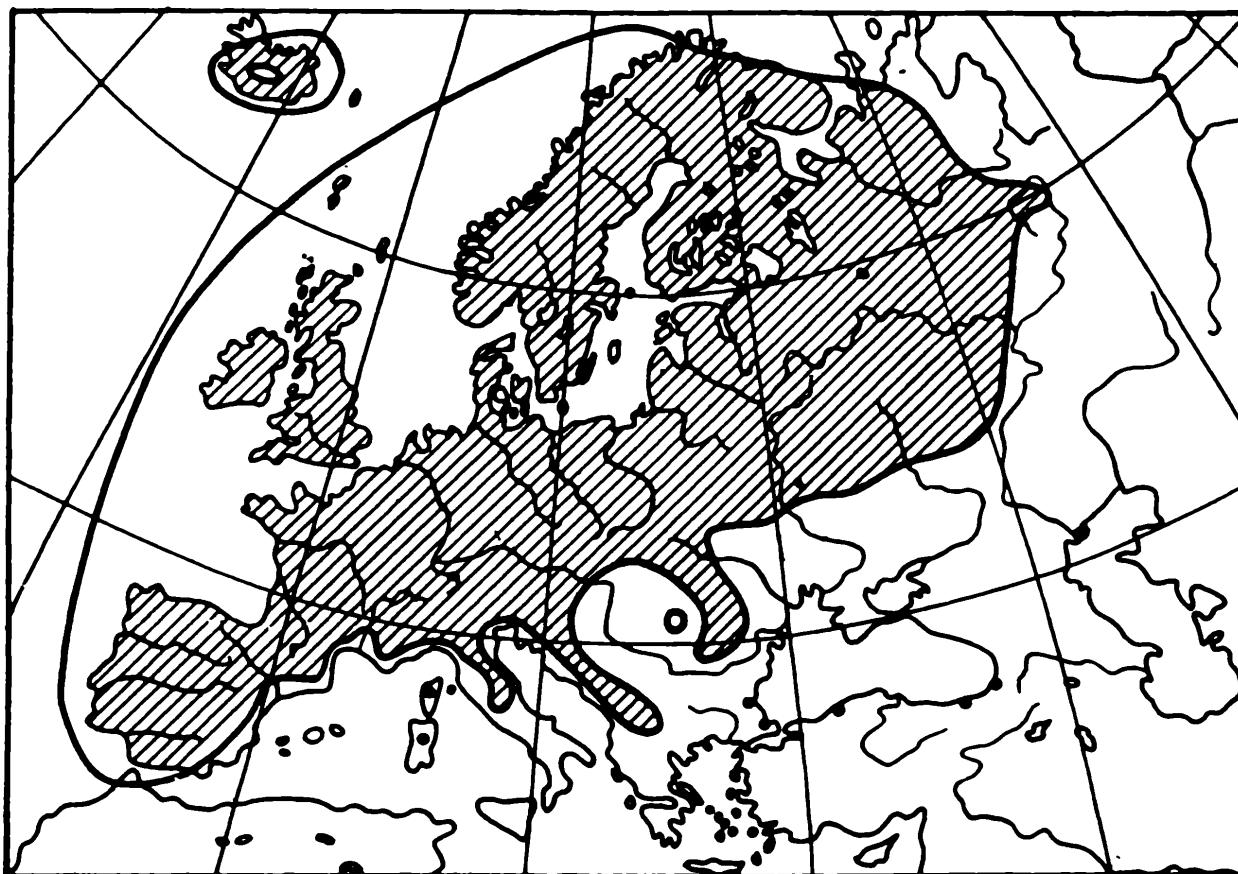


Рис. 62. Карта ареала вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris*) в Европе (контурно-штриховой метод)

Широко распространен, особенно для анализа и показа крупных ареалов в масштабах целых континентов, *контурный метод* изображения ареала (рис. 62). При контурном методе границей ареала таксона является линия, огибающая и соединяющая самые внешние точки ареала; поскольку часто линию между двумя довольно далеко отстоящими точками можно провести несколькими способами, экстраполяция границы ареала уже представляет собой точку зрения исследователя, его «рабочую гипотезу». Ооконтуренная площадь ареала часто для наглядности закрашивается или заштриховывается. Для того чтобы наглядность ареала не была в ущерб научной точности, любая гипотеза могла быть доказана или, напротив, оспорена и не потерялся добытый в результате исследования фактический материал, целесообразно использование точечно-контурного метода (рис. 63 и 64).

Выбор метода изображения ареала определяется еще и тем, насколько редок или, наоборот, обычен вид в пределах своей области распространения. Точечный метод, например, удобен в отношении сравнительно небольших по площади ареалов или ареалов редких видов, но составление точечных карт ареалов для видов, часто встречающихся или распространенных на обширных территориях, не всегда себя оправдывает. В последнее время в географии растений получили

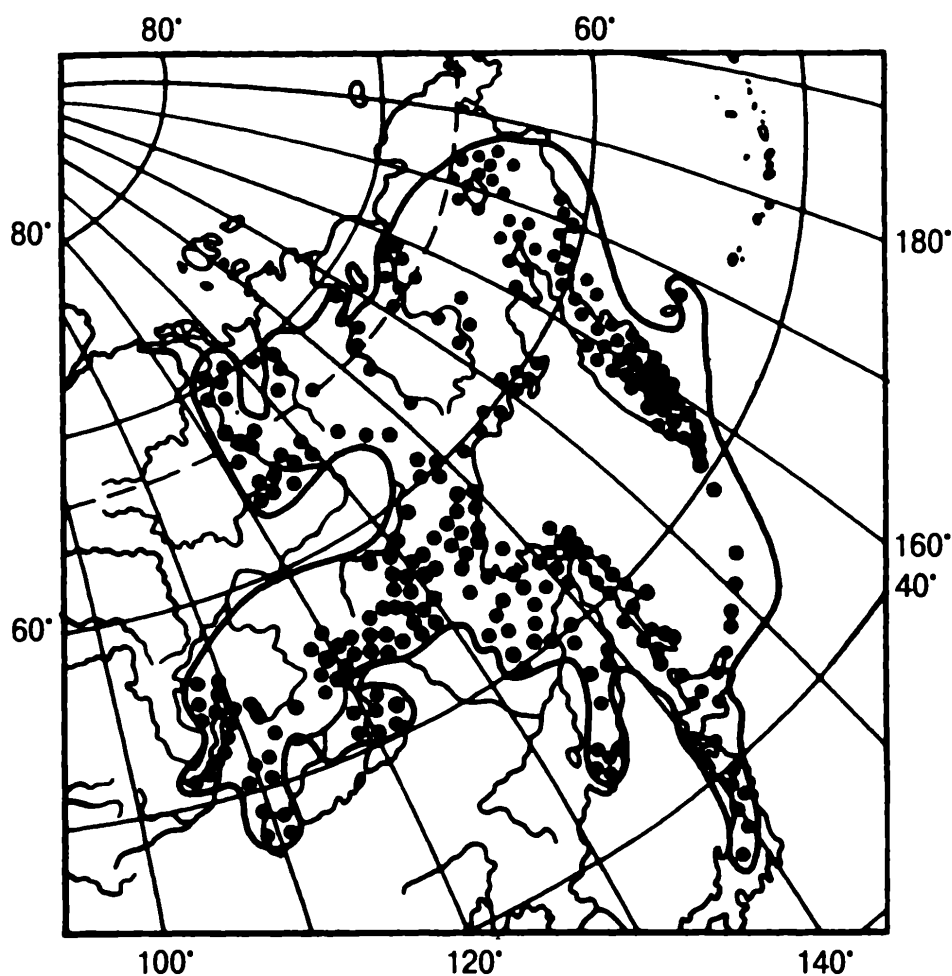


Рис. 63. Карта ареала кедрового стланика (*Pinus pumila*) (точечно-контурный метод)

широкое распространение *сеточные карты*, составленные с помощью сеточного метода. При составлении подобного рода карт изучаемая территория покрывается вначале координатной сеткой с определенным интервалом в широтном и долготном направлениях («шаг» этой сетки определяется масштабом карты). Местонахождение интересующего вида отмечается в соответствии с результатами исследований условными знаками — точкой, квадратиком, треугольником — или весь прямоугольник заливается краской (рис. 65). Подобные карты, так же как и карты точечные, чрезвычайно информативны.

Достоверные сведения об отсутствии вида в каком-либо регионе являются не менее, а часто даже более важным и информативным признаком, чем его присутствие (с формальной точки зрения присутствие и отсутствие вида — признаки, имеющие равный вес). Учитывая это обстоятельство, особое значение имеют карты, на которых вначале в виде незалитых кружков показаны все пункты детальных флористических исследований. Затем в случае регистрации вида в каком-либо пункте кружок заливается краской; если же вид обнаружить не удалось, кружок остается незалитым (рис. 66).

Карты ареалов отдельных видов и других таксонов имеют важное научное и практическое значение. На этом материале основаны все выводы флористики, ботанической географии и исторической геогра-

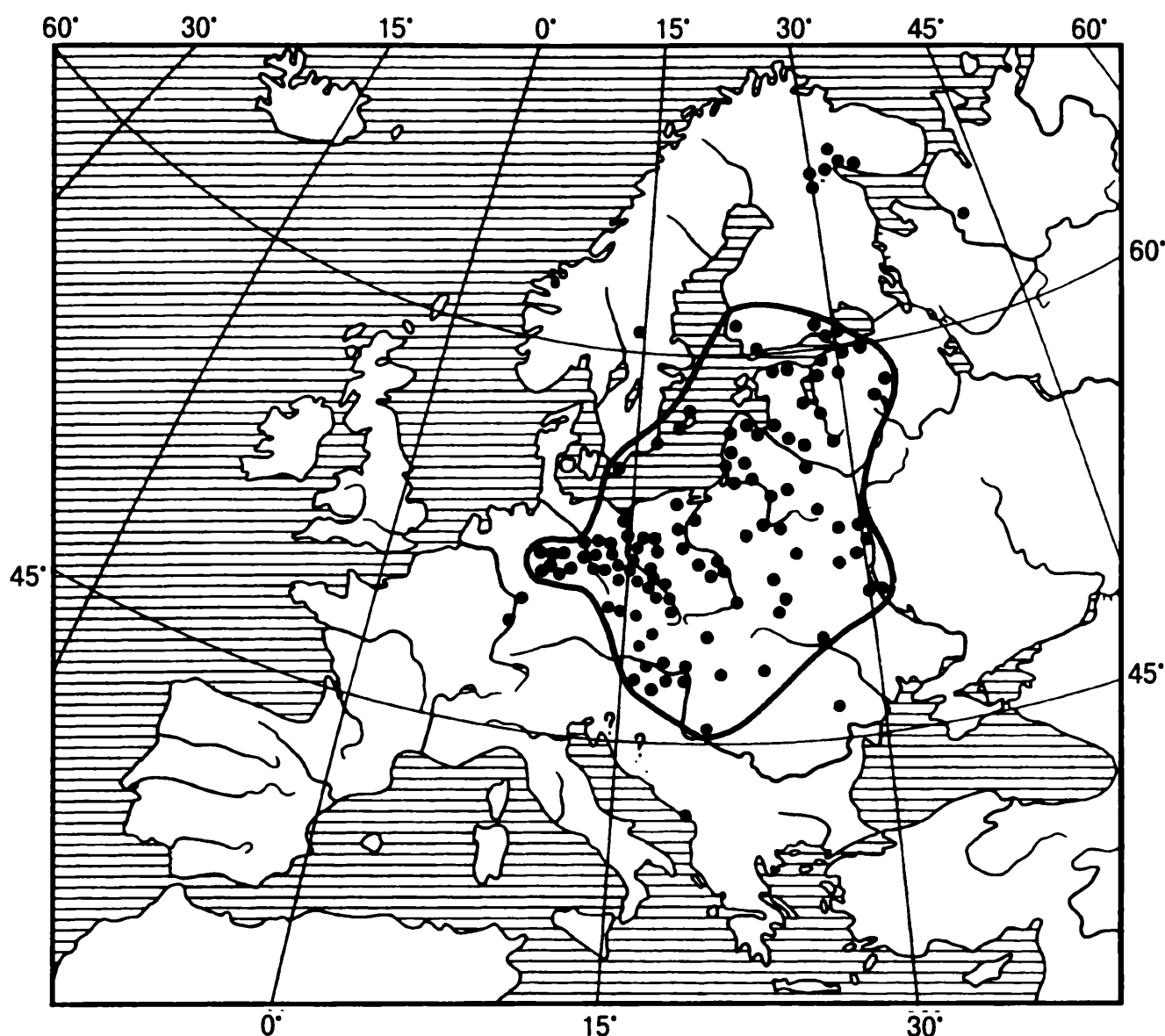


Рис. 64. Карта ареала качима (*Gypsophila fastigiata*) (точечно-контурный метод)

фии растений. Изучение ресурсов разного рода полезных растений и рациональное планирование их заготовок не могут быть осуществлены без достоверных данных о распространении этих растений. Особый научный и практический интерес представляет картирование ареалов редких и исчезающих видов растений. Важнейшей и неотъемлемой составной частью «Красной книги России» и других аналогичных кадастров разного уровня (от мирового до областного или краевого) являются точечные карты распространения видов, находящихся под угрозой исчезновения.

По характеру распределения местонахождений видов, по своей конфигурации ареалы могут быть *сплошными* (замкнутыми) или *разорванными* (дизъюнктивными). В первом случае местонахождения вида на карте распределены почти равномерно, более или менее гомогенно по всей площади ареала. Во втором случае, напротив, скопления точек, отражающих местонахождения вида, образуют две или несколько

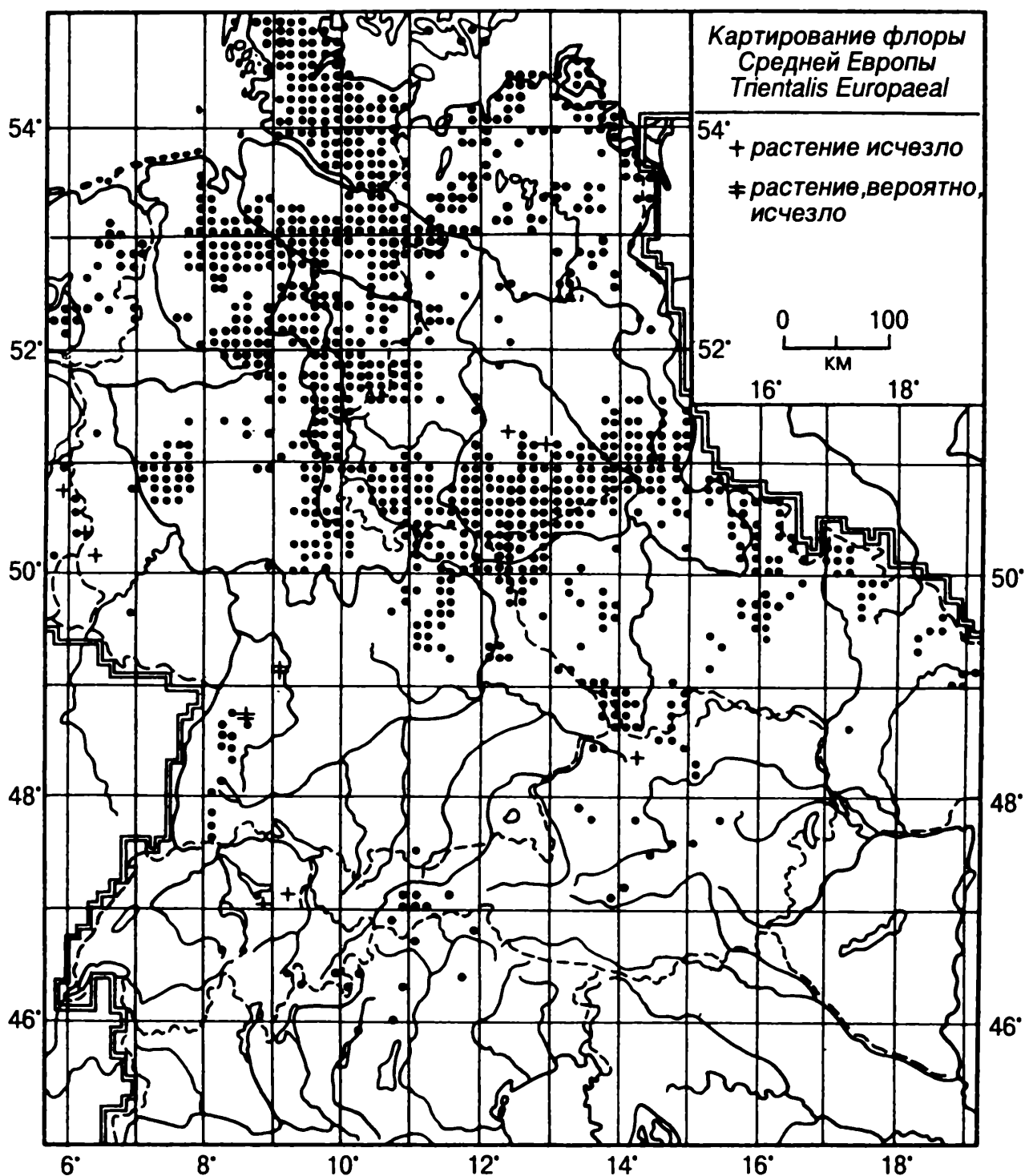


Рис. 65. Карта распространения седмичника европейского (*Trientalis europaea*) в Средней Европе (точечно-сеточный метод)

самостоятельных, как правило, изолированных друг от друга областей. Разрывы между отдельными частями дизъюнктивного ареала называются *дизъюнкциями*. В качестве наиболее широко распространенных примеров сплошных ареалов можно привести так называемые *циркумполярные* виды, ареалы которых охватывают всю северную окраину земной суши в пределах Евразии и Северной Америки (рис. 67), или *циркумбореальные* виды, область распространения которых охватывает умеренный пояс обоих материков Северного полушария (рис. 68).

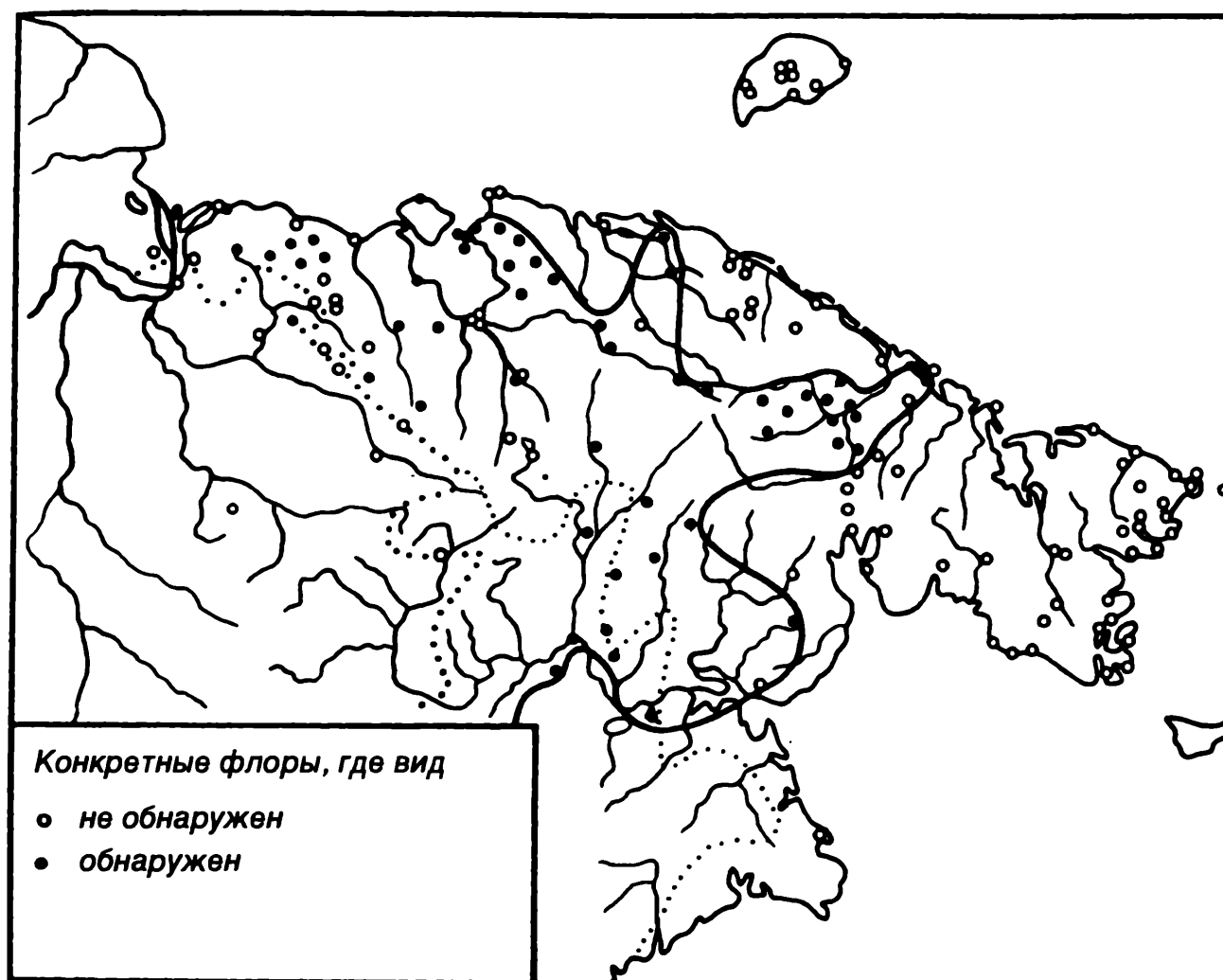


Рис. 66. Распространение горца берегового (*Polygonum riparium*) в пределах Чукотской флористической провинции

Широко распространенным типом дизъюнктивного ареала является *арктоальпийский*, при котором один или несколько фрагментов ареала расположены в Арктике, а другой (или другие) — в южных высокогорьях (рис. 69). Образование дизъюнкций и формирование дизъюнктивных ареалов обусловлено различными, главным образом историческими и экологическими, причинами. Анализ существующих типов дизъюнкций широко используется исследователями для реконструкции палеоареалов, а через это — и для реконструкций палеогеографической и палеоэкологической обстановки на конкретных территориях.

Иногда отдельные местонахождения оказываются удаленными от основной части ареала. В таких случаях говорят о *периферических форпостах* ареала. Небольшие, недалеко отстоящие от главного ареала фрагменты его носят название *эксклавов*. Причины существования периферических форпостов и эксклавов различны и многочисленны. В ряде случаев их возникновение связано с заносом семян и других частей растений ветром, животными, водными потоками, морскими течениями и человеком в районы, отстоящие от основной части ареала. Другой комплекс причин — сокращение ранее обширного ареала.

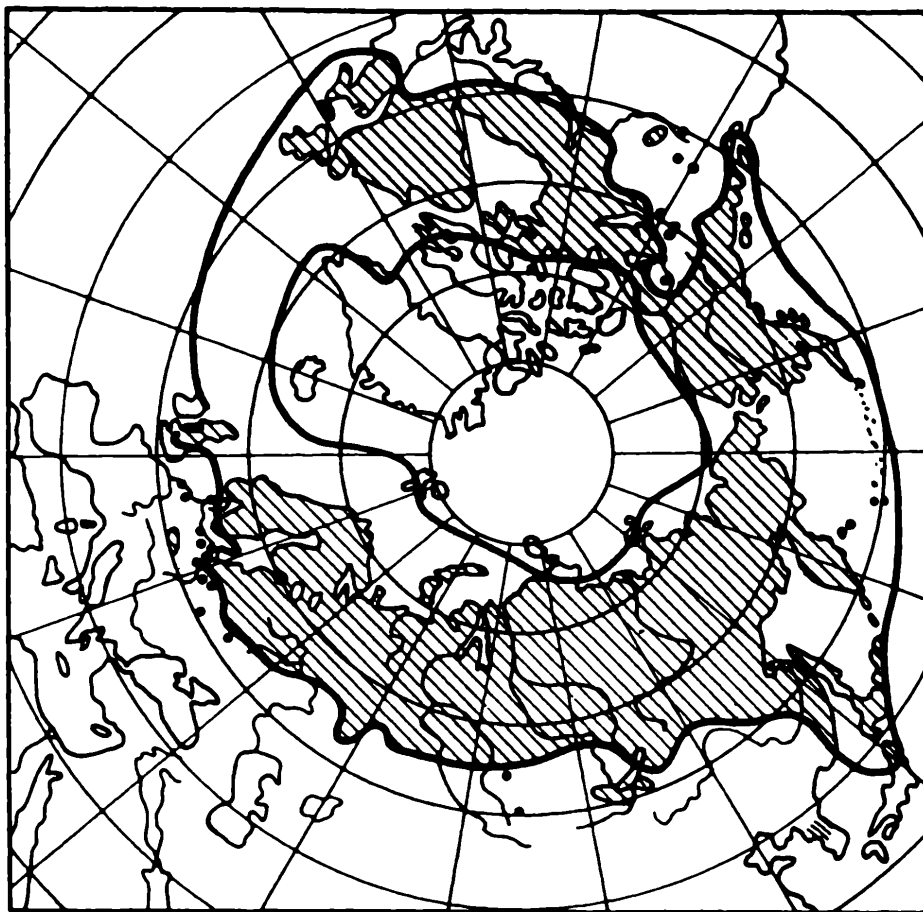


Рис. 67. Ареал морошки (*Rubus chamaemorus*) как пример циркумполярного типа ареала

Довольно часто ареалы двух или нескольких близких видов растений располагаются в непосредственной близости друг к другу и соприкасаются своими границами. В подобных случаях говорят о явлении *викаризма*, а сами замещающие друг друга виды называют *викарными*, или *викарирующими*.

Величина ареалов может быть самой различной. Виды растений, а также другие таксоны, распространенные на всех континентах, называются *космополитами*, а их ареалы — *космополитными*. Одним из наиболее известных примеров растений-космополитов является папоротник орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), ареал которого занимает более половины площади земной поверхности. Много космополитов среди водных растений, и это хорошо объяснимо с экологических позиций, поскольку водная среда в существенной степени менее гетерогенна, нежели среда наземная. Космополитами являются также многие сорные растения, распространяемые благодаря деятельности человека.

Растения с широким ареалом носят название *эврихоров* (от греч. эврис — широкий, хорос — пространство), а виды, обладающие небольшим ограниченным ареалом, называются *стенохорами* (от греч. стенос — узкий). Растений-стенохоров особенно много в различных горных системах, особенно в высокогорных поясах. Много их также в тропических регионах.

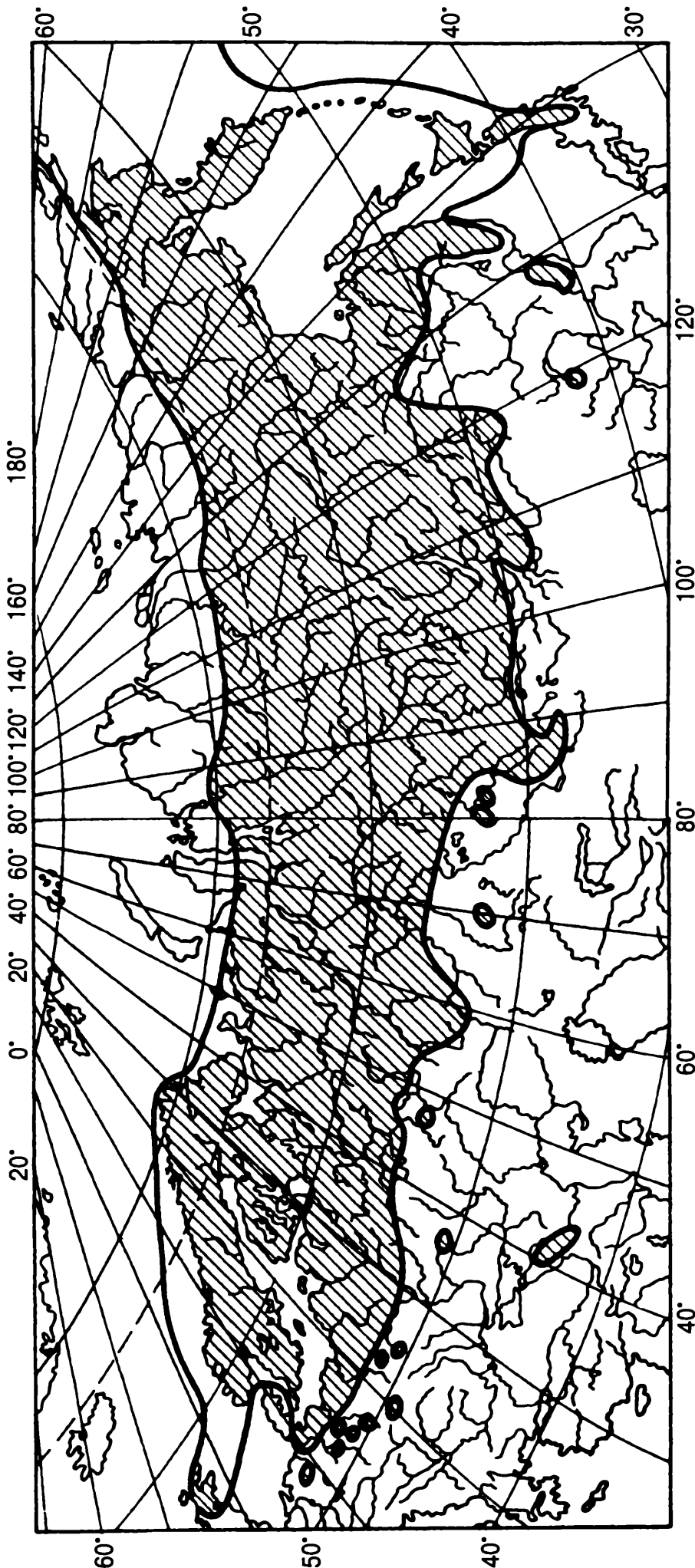


Рис. 68. Евразийский фрагмент циркумбореального ареала линии северной (*Linnaea borealis*)
Южнее области сплошного распространения видны экссклавы

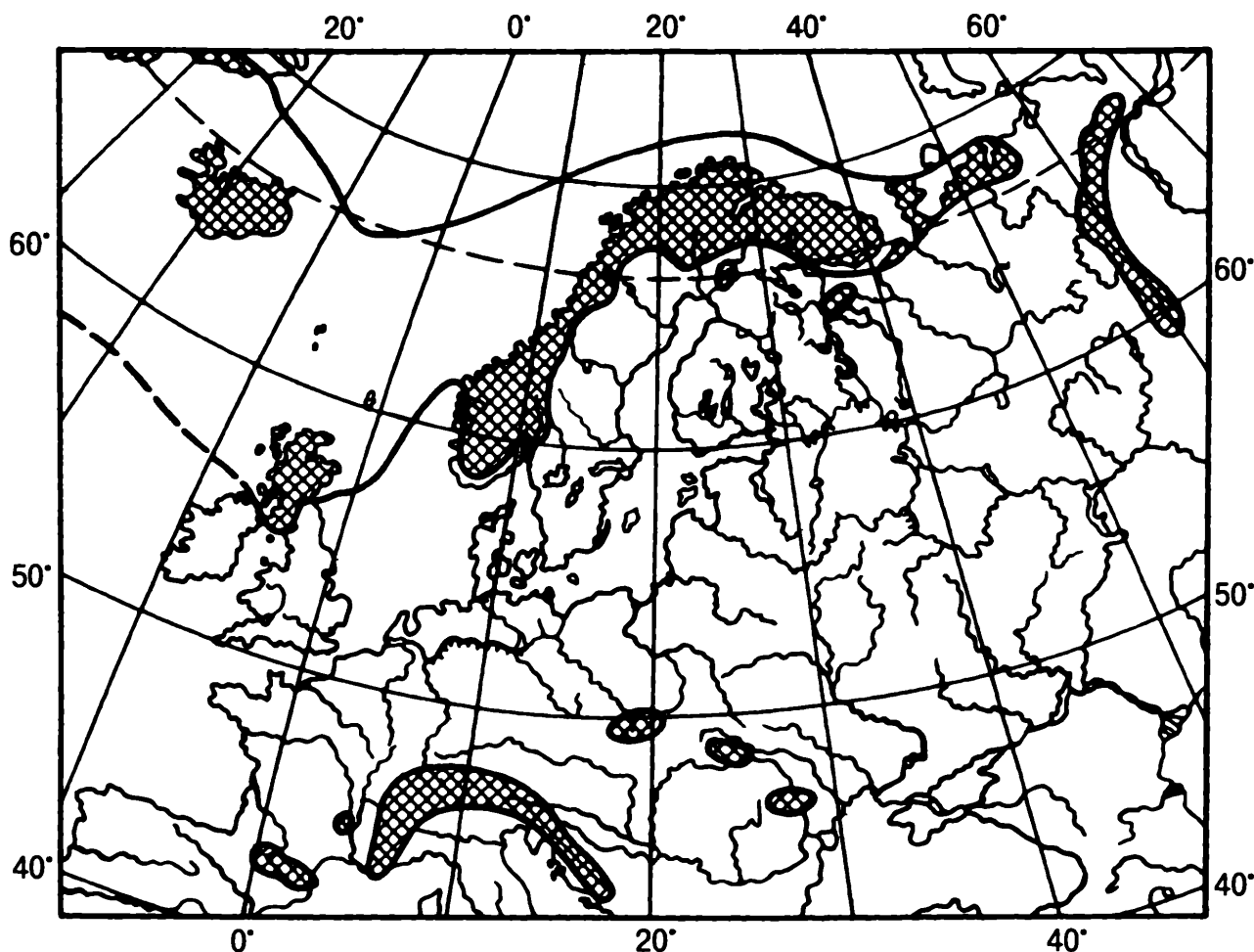


Рис. 69. Европейский фрагмент арктоальпийского ареала луазелерии простертой (*Loiseleuria procumbens*)

Современное состояние ареала вида и его (ареала) динамика определяются рядом причин: 1) факторами окружающей среды; 2) биологическими и экологическими особенностями вида; 3) соответствием биологических и экологических особенностей вида его условиям существования.

ОСНОВЫ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ РАСТЕНИЙ

Под *флорой* (от латинского имени богини цветов и весны) обычно понимают *совокупность видов растений, обитающих на определенной территории*. Причем понятие территории в данном случае можно понимать по-разному. Это может быть территориальная единица административного деления, и тогда говорят, например, о флоре Великобритании, флоре Костромской области или флоре Красноярского края. Однако формирование и становление флоры как сложнейшей природной системы никак не связано с нашим территориально-административным делением, а определяется природными условиями и историей естественных природных образований. В этом смысле кор-

ректнее говорить о флорах *естественных физико-географических регионов*: флоре Кавказа, флоре Ферганского хребта, флоре озера Байкал или флоре Западно-Сибирской низменности. В практической работе под флорой подразумевается и список видов окрестностей какого-либо географического пункта или любой другой точки в координатном пространстве земной поверхности. Часто такой список называют списком *конкретной флоры*.

Хотя под флорой естественно понимать совокупность всех видов организмов, относящихся к царству растений, на практике это понятие часто распространяется только на сосудистые растения. Если же речь идет о флоре мохообразных, то говорят о *бриофлоре* региона, если о флоре водорослей – то об *альгофлоре*.

Объем флоры определяется богатством видового состава и площадью региона, на которой эта флора существует. Флоры отдельных регионов очень неравноценны по их составу и богатству. Это связано с историей их формирования в прошлом и с современными условиями обитания (главным образом климатом, почвами, конкурентными взаимоотношениями с другими видами). Богатство флоры отражает количество слагающих ее видов.

Наиболее богаты видами флоры тропических регионов. По мере удаления от экваториального пояса богатство флор заметно уменьшается. Например, такой обширный и чисто тропический регион, как острова Индонезии, характеризуется богатством флоры в 45 тыс. видов сосудистых растений. Немногим ей уступает по богатству флора бассейна реки Амазонки (Южная Америка) – она оценивается величиной более 40 тыс. видов. В то же время флора огромной территории бывшего СССР, равной 1/6 части суши, составляет примерно 21 тыс. видов (из них флора России включает чуть более 12 тыс. видов). Флора Ярославской области, например, оценивается величиной в 1042 вида. Наиболее бедны во флористическом отношении приполярные территории. На огромной территории Канадского арктического архипелага площадью в 1,4 млн км² встречается всего 340 видов сосудистых растений из 115 родов и 38 семейств, а на Земле Франца-Иосифа – всего 45 видов. В Антарктиде найдено пока лишь два вида цветковых растений.

Флоры равнинных территорий существенно менее богаты, нежели флоры горных (в частности, и сопредельных) территорий. Флора Кавказа составляет примерно 6,5 тыс. видов, что примерно в два раза больше, чем на всей Среднерусской равнине. Повышенное флористическое богатство горных территорий связано с целым рядом причин. Это и значительная экологическая расчлененность горных ландшафтов. Широчайший спектр склонов разной крутизны и экспозиции, разного уровня увлажнения и освещения, значительное разнообразие

химических и физических свойств горных пород делают горные ландшафты в большей степени экологически емкими, чем равнинные территории. Кроме того, сами процессы горообразования делают более динамичными (в геологическом масштабе времени) изменения внешней среды, что часто ведет к увеличению темпов эволюции и видообразования в пределах многих таксонов, распространенных в горах.

В основе изучения флоры лежит выявление ее видового состава, т.е. ее инвентаризация. Степень флористической изученности разных территорий не одинакова. Это связано со степенью доступности того или иного региона, богатством флоры вообще и богатством ее сложными в систематическом отношении таксонами в частности, особенностями сезонного развития видов флоры и т.д. Ряд территорий исследован очень полно, и их дальнейшее изучение ничего не прибавляет к уже известному списку видов. Это свойственно, например, большинству стран Западной Европы. При изучении же относительно малоизвестных (в частности, тропических) флор ежегодно выявляются новые виды, неизвестные ранее для этой территории и неизвестные ранее науке. В настоящее время ботаниками мира ежегодно описывается около 2 тыс. новых видов.

Инвентаризация флоры осуществляется на основе гербарных материалов, собранных во время экспедиционных обследований, а также на основе полевых наблюдений. Один из широко распространенных и достаточно логичных в научном отношении путей первичного флористического обследования больших территорий — метод конкретных флор, разработанный крупнейшим отечественным ботанико-географом А.И. Толмачевым. Под *конкретной флорой* понимается *совокупность видов растений, встречающихся в пределах достаточно однородного в ландшафтном отношении участка земной поверхности, где на сходных элементах рельефа развиваются сходные растительные сообщества и схожие экологические комплексы видов*. Площади выявления конкретной флоры различны в разных регионах и зависят главным образом от ландшафтной расчлененности территории.

Составление *флористического списка* — важнейший, но все же начальный этап подлинного флористического исследования. Следующий этап изучения флоры — аналитический. Среди многочисленных видов анализа флоры в первую очередь следует отметить важность *таксономического, географического и флорогенетического* анализов. Исследователями убедительно показано, что таксономическая структура флоры, определяемая составом и соотношением таксонов ранга семейства и рода, является довольно стойким признаком крупных фитохорий. По таксономическому спектру флоры можно безошибочно определить, с флорой какого региона исследователь имеет дело. Достаточно ярким и стабильным признаком крупных фитохорий яв-

ляется также доля видов, относящихся к нескольким (обычно десяти) самым представленным таксонам (родам, семействам). В странах с умеренным климатом, как правило, преобладают следующие семейства: сложноцветные, бобовые, розоцветные, злаки, осоковые и крестоцветные. Тропические регионы богаты представителями семейств: орхидных, молочайных, мареновых, бобовых, злаков и осоковых.

Географический анализ заключается в выявлении во флоре основных *географических элементов* и их соотношений. Географические элементы устанавливают на основе анализа современного ареала таксонов. Таким образом, понятие «географический элемент флоры» тесно связано с понятием «тип ареала». Флора любого естественного ботанико-географического региона характеризуется только ей свойственным *географическим спектром* флоры и набором географических элементов. Например, во флоре Среднерусской равнины можно выделить *арктические, гипоарктические, бореальные (таежные), неморальные (среднеевропейские), средиземноморские, ирано-туранские* и некоторые другие географические элементы флоры. Во флорах стран Западной Европы заметную роль играют *атлантические* элементы флоры, а в дальневосточных регионах — *маньчжурские* элементы.

Если к анализу флоры привлекаются данные не только о современном распространении таксонов, но и палеоботанические, палеогеографические, геологические, данные филогенетической систематики, мы имеем дело с *флорогенетическим анализом*. Флорогенетический анализ вследствие разносторонности подходов, взаимоувязывания данных из различных областей естественнонаучных знаний дает более полную картину развития флор (и даже более широко — природных комплексов) в данном географическом регионе. Еще А.Н. Красновым, крупным отечественным ботаником, был сделан вывод о том, что любая флора состоит из видов, относящихся к трем основным категориям: 1) виды, возникшие и сформировавшиеся на данной территории (так называемые *автохтонные* виды); 2) виды, сформировавшиеся на других территориях и проникшие на данную в процессе расселения (миграции); такие виды называются *аллохтонными*; 3) *реликтовые* виды. Под реликтовыми видами, или элементами, понимаются виды, входящие в состав ныне существующей флоры, но являющиеся остатками флор минувших геологических эпох. Поэтому одной из задач возрастного анализа флоры является выявление *реликтовых элементов*. Часто реликты находятся на грани вымирания, и именно они составляют значительную часть разного ранга Красных книг. В тех случаях, когда возраст реликта поддается датировке (в геологическом масштабе времени), говорят, например, о *плейстоценовых, третичных, меловых* и других реликтах. Естественно, что многие реликтовые таксоны занимают достаточно изолированное систематическое положение.

Таким образом, *любая флора — это исторически сложившийся комплекс видов, включающий элементы разного происхождения и разного возраста и отличающийся от других флор своим богатством, таксономическим составом и таксономическим спектром, набором и соотношением географических элементов. Флора — динамичное образование, изменяющееся во времени и в пространстве. Отдельные элементы флоры расселяются или, наоборот, сокращают свой ареал. В пределы флоры могут вторгаться элементы соседних или даже далеко отстоящих флор.*

Изучение флор и их анализ имеют большое научное и практическое значение. Эти знания необходимы для поисков диких сородичей культурных растений и новых перспективных для введения в культуру растительных форм. Без данных флористики невозможно проведение ресурсоведческих исследований, а также работ, связанных с рациональным использованием и охраной растительного мира. Анализ флористических данных позволяет пролить свет на многие вопросы, связанные с историей Земли и ее отдельных регионов.

*Растительный покров — сложнейшее природное явление, и, подобно любому другому сложному явлению, он не может быть представлен человеком во всем разнообразии своих связей и структур. Практически единственным способом познания сложных природных процессов служит построение их моделей. Одной из таких моделей растительного покрова земного шара является карта флористического районирования. Во флористическом районировании можно использовать несколько методологических подходов. Чаще всего территорию суши земного шара подразделяют на серию взаимно соподчиненных, образующих иерархическую лестницу разного ранга *фитохорий*, т.е. регионов, выявляемых на основе сходства или различия их растительного покрова, и в частности — флор.*

Существенное значение при определении границ фитохорий имеют анализ ареалов и выявление таксономических, географических и генетических элементов данной флоры. Там, где заметно меняется состав основных элементов флоры, одна флора сменяется другой.

Одним из важнейших понятий, используемых во флористическом районировании, служит понятие эндемизма. *Эндемизм — явление приуроченности отдельных таксонов (видов, родов, семейств и т.д.) к определенной, относительно ограниченной территории. Степень эндемизма весьма различна для разных территорий. Высокоэндемичны флоры отдаленных и достаточно давно изолированных от материков океанических островов. Например, во флоре Гавайских островов насчитывается около 82% эндемичных видов (эндемиков, или эндемов),*

на Галапагосских островах — более 50%. Из материковых флор наиболее богата эндемиками Австралия, где 75% видов нигде больше не встречаются.

Среди эндемичных таксонов различают *палео-* и *неоэндемики*. Палеоэндемики имеют древнее происхождение. Это, как правило, изолированные в систематическом отношении таксоны. Количество палеоэндемиков в значительной степени определяет своеобразие и древность флоры. К неоэндемикам чаще всего относят виды и роды, возникшие относительно недавно и не успевшие вследствие этого расселиться. Особенно много неоэндемиков в горных массивах, в частности в верхних горных поясах. Большое число неоэндемиков указывает на активно идущие видообразовательные процессы и относительную молодость основного ядра флоры. Центры современного разнообразия тех или иных таксонов нередко связаны с обилием неоэндемиков.

Самой крупной иерархической единицей флористического районирования земного шара является *флористическое царство*. Большинство современных ботанико-географов выделяют на Земле шесть флористических царств, т.е. регионов первого порядка, наиболее резко отличающихся по своим флористическим свойствам. Царства, в свою очередь, подразделяются на *флористические области*, области — на *флористические провинции*, провинции — на *флористические округа*, округа — на *флористические районы*, которые состоят из *элементарных флор*. Широко используются во флористическом районировании промежуточные иерархические категории (флористические подцарства,

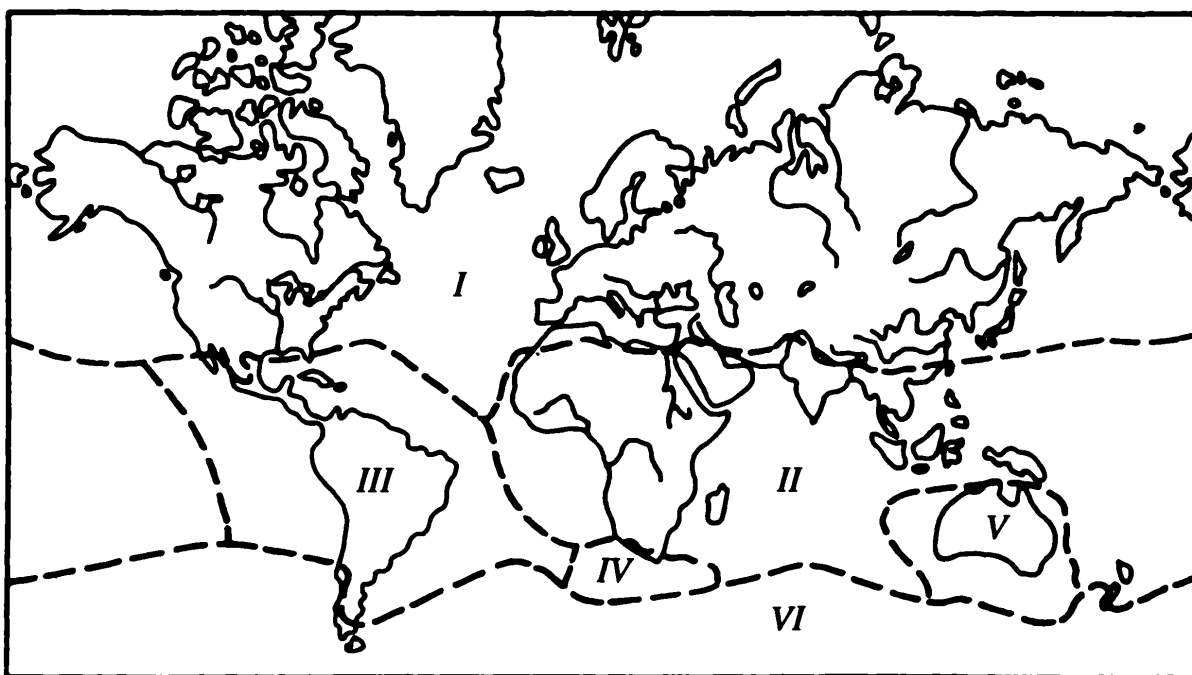


Рис. 70. Флористические царства земного шара

I — голарктическое; *II* — палеотропическое; *III* — неотропическое; *IV* — капское; *V* — австралийское; *VI* — антарктическое

подобласти, подпровинции). Для фитохорий ранга царства характерно наличие большого числа эндемичных семейств, очень высок родовой и видовой эндемизм. Области, как правило, эндемичных семейств не имеют, но степень родowego и видowego эндемизма достаточно высока. Во флорах провинций и округов эндемичные таксоны представлены видами.

Шесть флористических царств Земли — *голарктическое, палеотропическое, неотропическое, австралийское, капское и антарктическое* — показаны на рис. 70.

Большая часть территории России и сопредельных государств относится к циркумбореальной области голарктического царства (*голарктика*); флора самых восточных районов входит в состав Восточно-Азиатской области; Средняя Азия и Казахстан относятся к Ирано-Туранской флористической области, а Крым и Кавказ — к Средиземноморской.

Вопросы по теме «География растений»:

1. География растений и география растительности.
2. Основные положения географии растений.
3. Составляющие дисциплины географии растений.
4. Представление об ареале видов растений и основные методы его изучения.
5. Эврихоры и стенохоры.
6. Определение флоры.
7. Понятие о конкретной флоре.
8. Основные виды анализа флоры (таксономический, географический, флорогенетический).
9. Основные категории видов при флорогенетическом анализе.
10. Значение изучения флор и их анализ.
11. Растительный покров и методы его изучения.
12. Флористическое районирование и понятие эндемизма.
13. Палео- и неоэндемики.
14. Основные иерархические единицы флористического районирования земного шара.
15. Основные флористические царства Земли.

Глава 5

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Экология растений изучает разнообразные влияния окружающей среды на растения. Факторы окружающей среды, которые влияют на растения, называют *экологическими*. Совокупность жизнен-

но необходимых экологических факторов, без которых растение не может существовать (свет, вода, тепло, воздух, почва и др.), называют *условиями существования*.

Экологические факторы принято делить на две группы: *абиотические* (факторы неорганической среды) и *биотические* (связанные с влиянием живых организмов).

К абиотическим факторам относят:

1. *Климатические* — свет, тепло, воду, воздух.
2. *Эдафические* (почвенно-грунтовые) — совокупность всех свойств почвы (механический и химический состав, физические свойства и т.д.).
3. *Топографические* (орографические) — условия рельефа.

К биотическим факторам относят:

1. *Фитогенные* — влияние одних растений на другие.
2. *Зоогенные* — разнообразные влияния животных на растения. Выделяют также антропогенные факторы — все формы влияния человека на растения.

Приведенное деление в значительной степени условно. Следует также отметить, что среда действует на растение как совокупность факторов. Выделение отдельных факторов в известной мере искусственно. Совокупность всех экологических факторов объединяют в понятие «местообитание вида». *Изучение местообитания вида — одна из основных задач экологии растений.*

По характеру воздействия на растения обычно различают прямодействующие экологические факторы (непосредственно влияющие на обмен веществ, развитие) и косвеннодействующие (влияющие на растения через изменение других факторов). Примером прямодействующих факторов могут быть тепло и вода, косвеннодействующих — рельеф (он влияет на растения благодаря тому, что перераспределяет тепло и воду на поверхности Земли).

Экологические факторы оказывают влияние не только на жизненные процессы растений (рост, фотосинтез и т.д.). Они определяют также взаимоотношения между растениями, их распространение по земной поверхности (например, виды, требовательные к влаге, не встречаются на сухих почвах и т.д.). Наконец, экологические факторы определяют состав растений, образующих растительные сообщества, влияют на распространение растительных сообществ по поверхности Земли.

Закономерности действия экологических факторов. Их можно свести к следующему:

1. Все экологические факторы тесно связаны между собой и дейст-

вуют всегда совокупно. Изменение одного из факторов ведет к изменению других.

2. Действие одного фактора может быть частично заменено действием другого, но полная замена невозможна. Например, на Крайнем Севере продолжительное летнее освещение частично компенсирует недостаток тепла, хотя не может его полностью заменить.

3. Растения не только испытывают на себе влияние среды, но и сами влияют на среду, изменяя ее в том или ином направлении. Например, одиночное дерево затеняет пространство под кроной и изменяет его микроклимат, химический состав почвы и пр. Более сильное влияние на среду оказывают растительные сообщества.

4. Каждый экологический фактор имеет количественную характеристику и диапазон действия. Последний ограничен точками минимума и максимума. Они соответствуют крайним значениям данного фактора, при которых возможно существование растения. Наилучшие показатели жизнедеятельности растения наблюдаются при оптимальной величине фактора — это точка оптимума. Точки оптимума, минимума и максимума составляют три кардинальные точки, характеризующие отношение растения к данному фактору (рис. 71).

5. Резкий недостаток какого-либо из жизненно важных факторов ограничивает действие остальных факторов и определяет конечный результат действия среды на растение. Изменить этот результат можно только воздействием на ограничивающий фактор. Так, при недостатке в почве одного из необходимых химических элементов никакие удобрения, содержащие другие элементы, не улучшают рост растения и только добавление «дефицитного» элемента дает положительный эффект.

6. В природе значения каждого экологического фактора изменяются во времени (например, температура и освещенность в течение суток). Следовательно, на растения воздействуют не просто те или иные

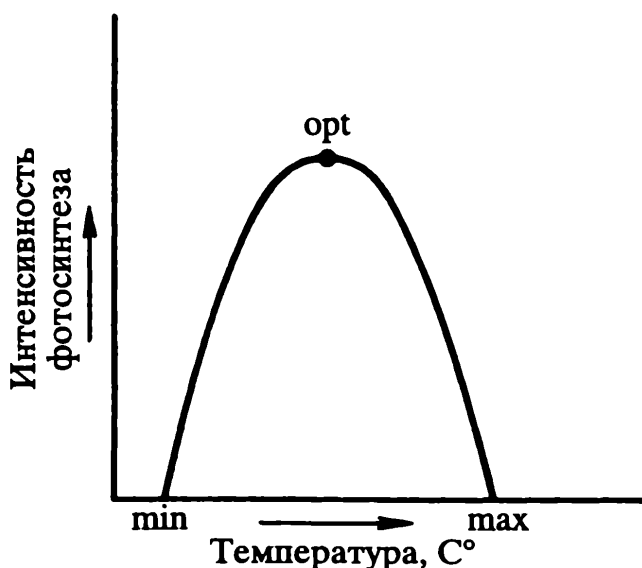


Рис. 71. Зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры

экологические факторы, а режимы этих факторов (температурный режим, световой режим и т.д.).

Экологическая индивидуальность вида. Каждый вид растений предъявляет определенные требования к среде, причем требования к отдельным экологическим факторам не совпадают у разных видов. Это можно показать на примере сосны обыкновенной и ели европейской. Сосна светолюбива, но хорошо переносит сухие и бедные почвы. Ель, наоборот, теневынослива, но в то же время нуждается в более влажных и богатых почвах и т.д. По требовательности к отдельным экологическим факторам, если взять всю их совокупность, каждый вид растений своеобразен, неповторим. Именно в этом смысле говорят об экологической индивидуальности вида. Представление об экологической индивидуальности вида было выдвинуто выдающимся отечественным геоботаником Л.Г. Раменским (1938).

Экологический и фитоценотический оптимумы. Наилучший рост растения (наибольшее накопление биомассы) наблюдается при оптимальном значении определенного экологического фактора. Это *экологический оптимум вида*. Если же рассматривать распространение вида в природе, его роль в сложении растительных сообществ, то здесь также можно выделить оптимальное значение фактора. Условия среды, в которых вид играет наибольшую роль в растительном покрове, называют его *фитоценотическим оптимумом*.

Следует отметить, что тот и другой оптимумы могут не совпадать. Например, у сосны обыкновенной экологический оптимум приходится на умеренно влажные почвы (рис. 72), а фитоценотический оптимум находится в совершенно других условиях — в области очень сухих и очень влажных почв (два оптимума). Именно здесь (на очень сухих

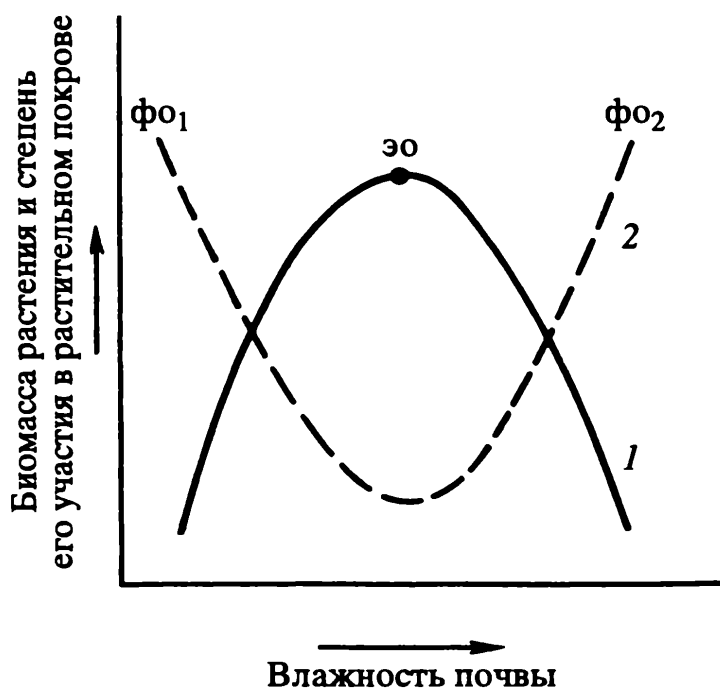


Рис. 72. Экологический ($эо$) и фитоценотический ($фо_1$, $фо_2$) оптимумы сосны обыкновенной по влажности почвы

1 — биомасса растения; 2 — степень участия растения в растительном покрове почвы

песках и на сфагновых болотах) сосна играет наибольшую роль в растительном покрове, господствует в древесном ярусе. Это объясняется тем, что она имеет слабую конкурентную способность и в крайних условиях среды не вытесняется другими древесными породами, которые в этих условиях не могут расти.

Вопросы по теме «Основные экологические факторы и закономерности их действия»:

1. Определение экологии растений.
2. Экологические факторы неорганической среды (абиотические).
3. Экологические факторы, связанные с влиянием живых организмов (биотические).
4. Основные закономерности действия экологических факторов.
5. Экологическая индивидуальность вида.
6. Экологический и фитоценотический оптимумы.

СВЕТ И ЕГО ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Свет как экологический фактор. Свет играет исключительно важную роль в жизни зеленых растений. Это единственный источник лучистой энергии, необходимой для фотосинтеза.

В спектре солнечных лучей выделяют область *фотосинтетически активной радиации* (ФАР), используемой растениями в процессе фотосинтеза. Эти лучи имеют длину волны 380–710 нм, т.е. охватывают почти всю область видимого света.

Для нормального фотосинтеза достаточно рассеянного света. Он наиболее благоприятен и поглощается растениями почти полностью.

Большое значение для фотосинтеза имеет интенсивность света. Влияние ее на фотосинтез своеобразно. Фотосинтез начинается при некоторой минимальной величине освещенности, а затем при возрастании освещенности непрерывно усиливается до определенного предела. Дальнейшее увеличение силы света уже не оказывает положительного влияния: интенсивность фотосинтеза остается на прежнем уровне (рис. 73).

Значение света в жизни растений многообразно. Он оказывает влияние, например, на рост. При недостатке света растения сильно «вытягиваются», а при сильном освещении, напротив, вырастают низкорослыми. Свет влияет также на прорастание семян. У многих растений семена могут прорасти в темноте, но у некоторых прорастают только на свету (например, у колокольчика крапиволистного). Наконец, свет определяет направление роста побегов. Они растут всегда в сторону источника света. Это явление получило название фототропизма.

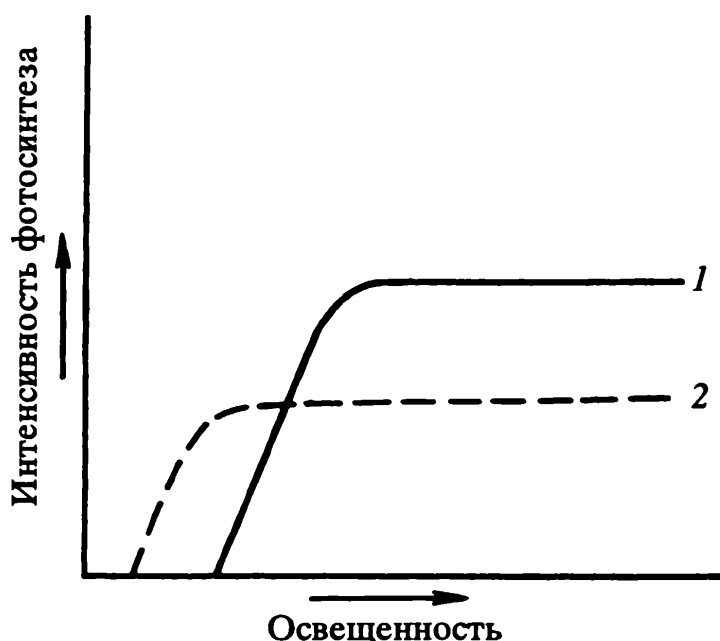


Рис. 73. Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности

1 — светлюбивое растение; 2 — теневыносливое растение

Экологические группы растений по отношению к свету. Световые условия, в которых живут растения в природе, очень разнообразны. Одни виды растений растут только на открытых, хорошо освещенных местах (высокогорья, степи, пустыни), другие предпочитают расти в затенении, третьи развиваются как на свету, так и в тени.

По отношению к свету различают три основные группы растений: светлюбивые, теневыносливые и тенелюбивые.

1. *Светлюбивые* виды, или гелиофилы (гелиофиты), лучше всего растут при полном освещении, но некоторые из них иногда могут расти в тени. К числу гелиофитов относятся, в частности, сосна обыкновенная, береза, многие растения пустынь и т.д.

2. *Теневыносливые* виды могут расти на полном свету, но лучше развиваются при некотором затенении. Это довольно большая группа. Сюда относятся, например, многие травянистые растения лесов.

3. *Тенелюбивые* виды, или сциофилы (сциофиты), никогда не растут на полном свету и предпочитают более глубокую тень по сравнению с теневыносливыми видами. В эту группу входят некоторые лесные травы и мхи.

Светлюбивые и тенелюбивые растения значительно различаются по своим морфологическим и анатомическим особенностям. Так, листья светлюбивых растений более толстые, имеют значительно больше механических тканей, у них более густая сеть жилок, чем у тенелюбивых и т.д.

Фотопериодизм и группы растений по типу фотопериодической реакции. Для развития растения в природе важна не только определенная интенсивность света, но и определенная продолжительность светлого времени суток. Последняя зависит от географической широты местности. Длина дня на экваторе всегда равна 12 ч, и чем дальше к полюсу, тем длиннее становится день в летнее время. Способность растений

реагировать на длину дня получила название фотопериодической реакции, а круг явлений, регулируемых длиной дня, называется фотопериодизмом.

По типу фотопериодической реакции выделяют три группы растений:

1. *Растения длинного дня (или длиннодневные)*. Их цветение наступает только тогда, когда продолжительность дня достаточно велика. В условиях короткого дня растения этой группы дают большую вегетативную массу, но не цветут. Сюда относятся многие северные виды.

2. *Растения короткого дня (или короткодневные)*. Для перехода к цветению этим растениям достаточно 12 ч света в сутки. Это большей частью южные растения, не цветущие в условиях длинного дня.

3. *Растения фотопериодически нейтральные*. У растений этой группы цветение не зависит от длины дня. Сюда относятся большей частью космополиты.

Фотопериодизм связан с географической широтой. Он во многом определяет распространение видов, так как растения не могут успешно произрастать при неподходящем для них фотопериоде.

ТЕПЛО И ЕГО ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Характеристика тепла как экологического фактора. Процессы жизнедеятельности растений возможны при определенном количестве тепла и продолжительности его действия. Тепловые состояния окружающей среды и самих организмов характеризуют через их температуру.

Жизнедеятельность растений обычно протекает в довольно узких температурных пределах, в среднем от 0 до 50 °С. Влияние температуры на процессы жизнедеятельности растений выражается кривой с тремя кардинальными точками (минимум, оптимум, максимум).

Роль тепла в жизни растений очень многообразна. Этот фактор влияет на многие процессы: фотосинтез, дыхание, рост побегов, прорастание семян, распускание почек деревьев и кустарников, цветение и т.д. При увеличении количества тепла (до определенного предела) возрастает интенсивность фотосинтеза и дыхания, ускоряется рост побегов, быстрее появляются всходы из семян и т.д. Можно привести много примеров подобного рода.

Тепло играет также большую роль в распространении растений по земной поверхности. Разные виды растений предъявляют неодинаковые требования к теплу, и это определяет их географическое распространение.

Отношение растений к низким температурам. При нормальных для растения достаточно высоких температурах его жизненные процессы протекают активно. Снижение температуры до определенного преде-

ла приводит к тому, что растение впадает в состояние покоя, а при возвращении к нормальным температурам жизнедеятельность продолжается. Слишком сильное падение температуры может привести к гибели растения, если оно не подготовлено.

Различают два явления: *холодостойкость* — способность растения переносить низкие, но положительные температуры; *морозостойкость*, или *зимостойкость*, — устойчивость растения к отрицательным температурам, к морозу.

Морозостойкость растений умеренных широт меняется в течение года: летом она минимальная (многие растения могут погибнуть даже от легких заморозков), а начиная с осени все более увеличивается, достигая максимума к зиме. В зиму растение вступает подготовленным к перенесению очень низких температур.

Воздействие низких температур необходимо для стимулирования прорастания семян некоторых растений. Этот процесс называется *стратификацией*. Семена определенных древесных пород могут прорасти только после того, как пройдут стратификацию (лиственница, липа, ясень и др.). Семена проходят стратификацию только во влажном состоянии, при низких положительных температурах, близких к нулю.

Стимулирующее влияние низких температур сказывается также на начальных этапах развития посевов озимых сельскохозяйственных культур. Если растения не подвергнутся воздействию холода на протяжении определенного периода, они будут только вегетировать и не перейдут к цветению. В этом случае воздействие низких температур называется *яровизацией*.

Отношение растений к высоким температурам. Воздействие высоких температур неблагоприятно для растений. Слишком высокие температуры подавляют фотосинтез и усиливают дыхание. Вследствие этого резко снижается накопление биомассы, уменьшается продуктивность.

Высокие температуры неблагоприятны еще и потому, что резко усиливают транспирацию надземными органами растений. Между тем восполнение потери воды нередко бывает сопряжено с большими трудностями.

Высокие температуры могут повреждать растения. Например, в умеренной зоне ранней весной при сильном нагревании солнечными лучами наблюдаются ожоги коры, летом иногда бывают ожоги сочных плодов.

Термопериодизм. Растения умеренных широт эволюционно приспособлены к жизни при чередовании высоких и низких температур в течение суток. Поэтому для большинства наших растений совершенно необходима смена более высокой дневной температуры на более низкую ночную. И если этого не происходит, они развиваются плохо,

снижают продуктивность. У тропических растений термопериодизм развит слабо.

Тепло как один из важнейших экологических факторов влияет на географическое распространение отдельных видов растений и растительных сообществ. Этот фактор в значительной мере обуславливает зональность растительного покрова.

ВОДА И ЕЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Вода имеет большое значение в жизни растений. Составляя от 30–40 до 95% массы растения, она является основой для всех биохимических процессов, происходящих в растительном организме. Вода играет важную роль в минеральном питании растений, поскольку питательные вещества поглощаются из почвы только в виде водных растворов.

Наибольшее значение для растений имеет вода, поступающая с дождями и снегом. Почти всю необходимую воду растение получает из почвы, куда проникают атмосферные осадки. Среднегодовое количество осадков дает общее представление о влажности климата. Для определения обеспеченности растений влагой важно знать не только годовое количество осадков, но и годовое испарение со свободной водной поверхности.

Соотношение осадков и испаряемости определяет характер климата. Области, в которых величина испарения превышает годовую сумму осадков, относят к *аридным* (сухим); области, где соотношение обратное, называют *гумидными* (влажными). Граница между аридными и гумидными регионами весьма условна.

Транспирация. Испарение влаги надземными органами растений через устьица (процесс транспирации) в большой степени зависит от внешних условий. Транспирация тем сильнее, чем суше атмосфера и чем выше температура воздуха. Транспирация тесно связана с фотосинтезом. Здесь наблюдается известное противоречие. При открытых устьицах поступает относительно много углекислого газа, но зато теряется много воды. Последнее представляет опасность при засухе. Чтобы уменьшить потерю воды, растение должно прикрывать устьица, но при этом сокращается поступление углекислого газа и затрудняется фотосинтез.

Вода может содержаться в почве в разных количествах, и она не всегда доступна растениям. Доступной для растений водой обычно считают то ее количество, которое находится в почве в пределах от полной полевой влагоемкости до влажности устойчивого завядания (когда растение уже не восстанавливает тургора). У растений при недостатке влаги наблюдаются анатомо-морфологические особенности,

которые определяются термином «ксероморфоз» (уменьшение массы надземных частей при одновременном увеличении массы корневой системы; уменьшение площади листа, причем лист становится толще, плотнее; увеличение количества механических тканей и др.).

Установлено, что ксероморфные черты строения возникают у растений не только при недостатке влаги в почве, но и при резком недостатке питательных веществ, в особенности азота (например, на сфагновых болотах, в тундре и т.д.). Приобретение ксероморфных признаков у растений при недостатке чего-либо называют *пейноморфозом*.

Экологические группы растений по отношению к водному режиму. Обычно выделяют четыре главные экологические группы видов по отношению к водному режиму.

1. *Гидрофиты* — водные растения, погруженные в воду полностью (элодея) или по крайней мере своей нижней частью (лотос). Для целиком погруженных гидрофитов характерно слабое развитие механических тканей, отсутствие устьиц.

2. *Гигрофиты* — сухопутные растения, растущие на сильно увлажненных почвах и в условиях высокой влажности воздуха (ольха черная, рогоз, росянка и др.).

3. *Ксерофиты* — растения сухих местообитаний, способные в активном состоянии переносить значительную и продолжительную сухость воздуха и почвы. Сюда относятся многие растения степей и пустынь. Выделяют две группы ксерофитов — суккуленты и склерофиты. *Суккуленты* — сочные, мясистые растения (например, кактусы, агавы, алоэ, некоторые молочаи и др.). *Склерофиты* представляют собой не мясистые, жесткие растения, которые обладают высокой стойкостью к завяданию (например, различные виды ковылей).

4. *Мезофиты* — растения умеренно влажных местообитаний, занимающие промежуточное положение между ксерофитами и гигрофитами. К этой группе относятся многие наши лиственные древесные породы, луговые и лесные травянистые растения, почти все культурные растения.

Особое место среди мезофитов занимают *эфемеры* и *эфемероиды*, свойственные аридным областям. Это травянистые растения-мезофиты, которые избегают засушливых условий: они вегетируют только весной, когда в почве много влаги. С наступлением летней засухи однолетники-эфемеры полностью засыхают, а у многолетников-эфемероидов отмирают только надземные органы, подземные же остаются живыми (клубни, луковицы, корневища).

Выделяют еще *криофиты* — растения сухих и холодных мест (высокогорья), а также *психрофиты* — растения влажных и холодных мест (тундры).

ВОЗДУХ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Влияние воздуха на растения определяется его газовым составом и содержанием вредных примесей, а также движением (ветер). Атмосферная среда является для растений прямодействующим экологическим фактором.

Газовый состав воздуха. Экологическое значение воздуха обусловлено прежде всего содержанием в нем кислорода (21%) и углекислого газа (0,03%). Атмосферного кислорода вполне хватает наземным частям растений.

Азот воздуха (78%) в целом представляет для зеленых растений безразличный фактор, потому что он ими не усваивается (доступен только азот почвы в форме минеральных азотистых соединений).

Углекислый газ, напротив, играет очень большую роль в жизни зеленых фотосинтезирующих растений. Это основной поставщик углерода, необходимого для построения органических веществ тела растений. В атмосфере его вполне достаточно для растений, хотя для многих видов его количество далеко от оптимального.

Концентрация углекислого газа в воздухе, окружающем растения, сильно изменяется во времени. Эти колебания могут быть суточными, сезонными и годовыми. Например, ночью в связи с прекращением фотосинтеза углекислого газа в воздухе всегда больше, чем днем.

Сильное влияние на растения оказывает содержание в атмосфере вредных газов, т.е. промышленных загрязнений. Именно фабрики и заводы выбрасывают в атмосферу ядовитые газообразные вещества: сернистый газ, фтор, хлориды, оксиды азота и др. Эти вещества, особенно сернистый газ, повреждают растения, а нередко вызывают их гибель. Вредные газы, попадая в растения через устьица, снижают интенсивность фотосинтеза и других жизненных процессов, ухудшают развитие растений.

Влияние на растения ветра. Существенное экологическое значение для растений имеет ветер. Он оказывает как прямое, так и косвенное влияние.

Прямое влияние ветра на растения многообразно. Сильный ветер, например, ломает и выворачивает с корнем деревья, т.е. является причиной буреломов и ветровалов в лесу. От ветровалов страдают деревья, имеющие поверхностную корневую систему, что бывает на переувлажненных, заболоченных почвах. На почвах достаточно сухих, хорошо дренированных те же древесные породы мало подвержены ветровалу, так как у них развивается глубокоидущая в почву корневая система. В этом случае сильный ветер может их сломать, но не опрокинуть.

Ветры, постоянно дующие в одном направлении, вызывают образование однобоких, флагообразных крон у деревьев. Это происходит

по той причине, что на наветренной стороне ствола почки погибают от иссушения и ветви здесь не развиваются. Влияние ветра проявляется еще и в том, что он вызывает образование карликовых и подушковидных форм растений. Этот процесс наблюдается, например, в высокогорьях.

В пустынях сильный ветер, который несет частицы песка, повреждает листья, ветви, кору растений. В арктических и высокогорных областях сильный ветер, несущий частицы снега, также причиняет повреждения растениям.

Действие ветра сказывается и на физиологических процессах. Ветер вызывает иссушение растений, так как он значительно усиливает транспирацию. Под влиянием частых и сильных ветров у многих растений снижается фотосинтез и увеличивается расход органических веществ на дыхание. В этом одна из причин низкой продуктивности растений в районах с постоянными ветрами.

Однако ветер играет в жизни растений и положительную роль. Он, например, обеспечивает опыление. К числу *растений-анемофилов*, опыляемых ветром, относится около 10% всех видов покрытосеменных (многие лесные древесные породы, почти все злаки, осоковые и др.). Ветер распространяет также семена и плоды *растений-анемохоров*, а таких растений тоже довольно много (например, различные виды ивы, а также осина, иван-чай, береза, одуванчик и др.).

Вопросы по теме «Экологические факторы: свет, тепло, вода, воздух»:

1. Значение света в жизни растений.
2. Типы растений по отношению к свету.
3. Группы растений по типу фотопериодической реакции.
4. Роль тепла в жизни растений.
5. Отношение растений к низким и высоким температурам.
6. Процессы стратификации и яровизации.
7. Термопериодизм.
8. Значение воды в жизни растений.
9. Транспирация и фотосинтез.
10. Явление ксероморфоза и пейноморфоз.
11. Экологические группы растений по отношению к водному режиму.
12. Эфемеры и эфемероиды.
13. Кримофиты и психрофиты.
14. Газовый состав воздуха и его влияние на растения.
15. Влияние ветра на растения.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПОЧВЫ

Почвенная среда оказывает большое влияние на сухопутные растения. Почва важна как среда, где развиваются корни растений и откуда они поглощают воду и питательные вещества. Для растений имеют значение как физические, так и химические свойства почвы. Все они воздействуют одновременно и в совокупности.

Химические свойства почвы

Суммарное содержание питательных веществ (богатство почвы). Питательными веществами называют водорастворимые минеральные соли, в состав которых входят макро- и микроэлементы, необходимые для нормальной жизнедеятельности растений. К *макроэлементам* (они нужны растениям в сравнительно большом количестве) относятся азот, фосфор, калий, сера, кальций и магний. *Микроэлементами* (которых достаточно в самом незначительном количестве) являются железо, марганец, цинк, медь, молибден, бор и др. Каждый из необходимых химических элементов играет определенную роль в обмене веществ растения и не может быть заменен другим. Для нормального питания растений в наибольшем количестве нужны азот, фосфор и калий.

По требовательности к суммарному содержанию в почве минеральных питательных веществ выделяют три экологические группы видов.

1. *Олиготрофы* — растения, мало требовательные к питательным веществам, могут расти на очень бедных почвах (сосна обыкновенная, белоус, вереск и др.).

2. *Мезотрофы* — растения, среднетребовательные к питательным веществам (многие лесные травянистые растения, например, кислица обыкновенная, майник двулистный, различные грушанки и т.д.).

3. *Эвтрофы* — растения, очень требовательные к питательным веществам (например, многие растения низинных болот и пойменных лугов).

Разделение растений на три названные экологические группы довольно условно, а границы между этими группами нерезкие. В природе можно встретить все переходы от крайне олиготрофных видов до настоящих эвтрофных.

Суммарное количество питательных веществ в почве в сильной степени влияет на рост растений (накопление биомассы). При малом содержании питательных веществ наблюдается плохой рост. При оптимальном содержании рост достигает максимума. Однако дальнейшее возрастание количества питательных веществ уже не приводит к улучшению роста. Избыток же их оказывает даже отрицательное воздействие, подавляет развитие и рост (в этом случае резко возрастает

концентрация почвенного раствора, и он с трудом поглощается корнями или же вовсе ими не поглощается).

Содержание питательных веществ в почве оказывает большое влияние на распространение растений по земной поверхности. Например, виды-эвтрофы никогда не встречаются на очень бедных почвах, избегают их. Обеспеченность почвы питательными веществами влияет также на особенности растительных сообществ в целом, определяет состав растений, образующих растительное сообщество.

Рассмотрим теперь влияние отдельных макроэлементов на растения, их роль в жизнедеятельности растений.

Содержание доступного азота. Азот необходим для растений, так как он входит в состав белков и нуклеиновых кислот. Зеленые растения не могут усваивать молекулярный азот из воздуха. Им также недоступен азот, который входит в состав органических веществ (например, остатков отмерших растений, находящихся в почве или на ее поверхности). Для питания растений необходимы только минеральные соединения азота, растворимые в воде: соли аммония, нитриты и нитраты. Наибольшее значение имеют последние.

Азота в минеральной форме в почве очень мало, он обычно находится в дефиците.

Источники поступления в почву нитратов, которые являются наиболее важными для питания растений, различны. Часть нитратов поступает при разложении всевозможных растительных остатков, содержащих белковые соединения (опавшие листья, ветви, отмершие корни и т.д.).

Наибольшее же количество нитратов образуется в результате биологической фиксации азота из атмосферы. Этот процесс осуществляют азотфиксирующие микроорганизмы-прокариоты, находящиеся в почве (бактерии, синезеленые водоросли, актиномицеты). Некоторые из них свободно живут в почве, другие находятся в симбиозе с высшими зелеными растениями и развиваются в клубеньках на их корнях.

Требовательность разных видов растений к содержанию в почве минерального азота различна. Выделяют группу видов, которые характеризуются особенно большой требовательностью к азоту. Такие растения называют *нитрофилами*. Примерами нитрофилов могут быть крапива и малина.

Существуют также растения, безразличные к азоту (одуванчик, мать-и-мачеха и др.).

Содержание доступного фосфора. Фосфор, как и азот, играет важнейшую роль в жизни растений. Он входит в состав АТФ, нуклеиновых кислот, фосфолипидов и т.д. Недостаток фосфора подавляет фотосинтез (вследствие нарушения системы фосфорилирования).

Доступных растениям соединений фосфора в почве, как правило, содержится мало. Они поступают почти исключительно при разложении

остатков отмерших растений. Однако недоступного фосфора в почве гораздо больше. Часть его растения могут усваивать благодаря микоризе, развивающейся на корнях. Микориза играет важнейшую роль в поглощении фосфора.

Разные виды растений неодинаково относятся к содержанию в почве фосфора. Например, обогащение почвы фосфором значительно улучшает рост крапивы, герани луговой. В то же время рост луговика извилистого мало улучшается. А рост щавеля кислого даже ухудшается.

Содержание доступного калия. Роль калия в жизни растений также очень велика. Он, в частности, поддерживает тургор клеток (недостаток калия вызывает завядание), способствует лучшему фотосинтезу. Характерно, что особенно много калия содержится в листьях, т.е. в тех органах, где в основном происходит фотосинтез.

В большинстве почв калия достаточно, он обычно не находится в дефиците.

Содержание кальция. Кальций наряду с азотом, фосфором и калием относится к числу макроэлементов. Говоря о кальции, обычно имеют в виду карбонат кальция, или известь (CaCO_3).

Роль кальция в жизни растений многообразна. Он необходим для нормального обмена веществ, для развития меристем, входит в состав клеточных оболочек. Вместе с тем кальций благоприятно влияет на почву (если содержится не в избытке). Он улучшает структуру почвы, обеспечивая прочность почвенных структурных отдельностей, снижает кислотность почвы, способствует накоплению гумуса и питательных веществ.

Почвы, бедные кальцием, имеют более или менее кислую реакцию, содержащие много кальция — нейтральную или слабощелочную. Содержание кальция в почве различно в зависимости от климата. В районах с влажным климатом преобладают почвы, бедные кальцием (он вымывается нисходящим почвенным током влаги). В районах с засушливым климатом широко распространены почвы, богатые кальцием (например, в степной зоне).

По отношению к содержанию кальция в почве растения подразделяют на три группы.

1. *Кальцефилы* (известколюбые), которые предпочитают почвы, богатые известью (например, венерин башмачок, ветреница лесная).
2. *Кальцефобы*, которые избегают почв, богатых известью (например, сфагновые мхи, белоус).
3. *Безразличные* к содержанию кальция (например, пупавка красильная).

Содержание в почве кальция оказывает большое влияние на распространение растений по земной поверхности. Так, некоторые ти-

пично степные растения встречаются на богатых известью почвах (при близком залегании известняков) далеко на севере, в таежной полосе.

Необходимо упомянуть также о растениях, которые развиваются на меловых обнажениях (выходах мела). Эти местообитания очень богаты кальцием и отличаются своеобразием экологических условий (крайняя сухость почвы, сильная освещенность вследствие отражения света от поверхности мела и т.д.). Здесь распространены специфические растения, приуроченные к местообитаниям подобного типа (меловая флора).

Кислотность почвы. Кислотностью почвы называют активную реакцию почвенного раствора (рН), которая определяется соотношением катионов H^+ и анионов OH^- . Кислотность выражают числом, представляющим собой отрицательный логарифм концентрации водородных катионов в растворе.

Диапазон рН почвы в природе колеблется в довольно широких пределах — от 3 до 11. Сильно кислые почвы (торф) встречаются на верховых (сфагновых) болотах, сильно щелочные — на солончаках. Во влажном холодном климате (тундра, северная часть лесной зоны) преобладают более или менее кислые почвы, в сухом жарком климате (степи, пустыни) — нейтральные и щелочные.

Реакция почвенного раствора имеет очень большое значение в жизни растений. Она во многом определяет особенности минерального питания растений.

На кислых почвах корни не могут нормально поглощать питательные вещества (как макро-, так и микроэлементы). Кроме того, кислая среда резко снижает активность почвенных микроорганизмов. Вследствие этого сильно замедляется разложение мертвых органических остатков, затрудняется нитрификация и биологическая фиксация азота атмосферы. В результате почва крайне обедняется питательными веществами, в особенности азотом.

Сильно щелочные почвы также неблагоприятны для многих растений. На таких почвах, например, некоторые элементы (алюминий, железо, медь) иногда становятся токсичными.

Таким образом, на растения отрицательно влияет как повышенная кислотность, так и повышенная щелочность почвы.

По отношению к кислотности почвы выделяют три группы растений:

1. *Ацидофилы*, которые чаще встречаются и лучше развиваются на кислых почвах (например, белоус, щавель кислый).
2. *Базифилы*, которые предпочитают нейтральные и слабощелочные почвы и достигают здесь наилучшего развития (например, мать-и-мачеха).
3. *Безразличные* к кислотности почвы (например, овсяница овечья).

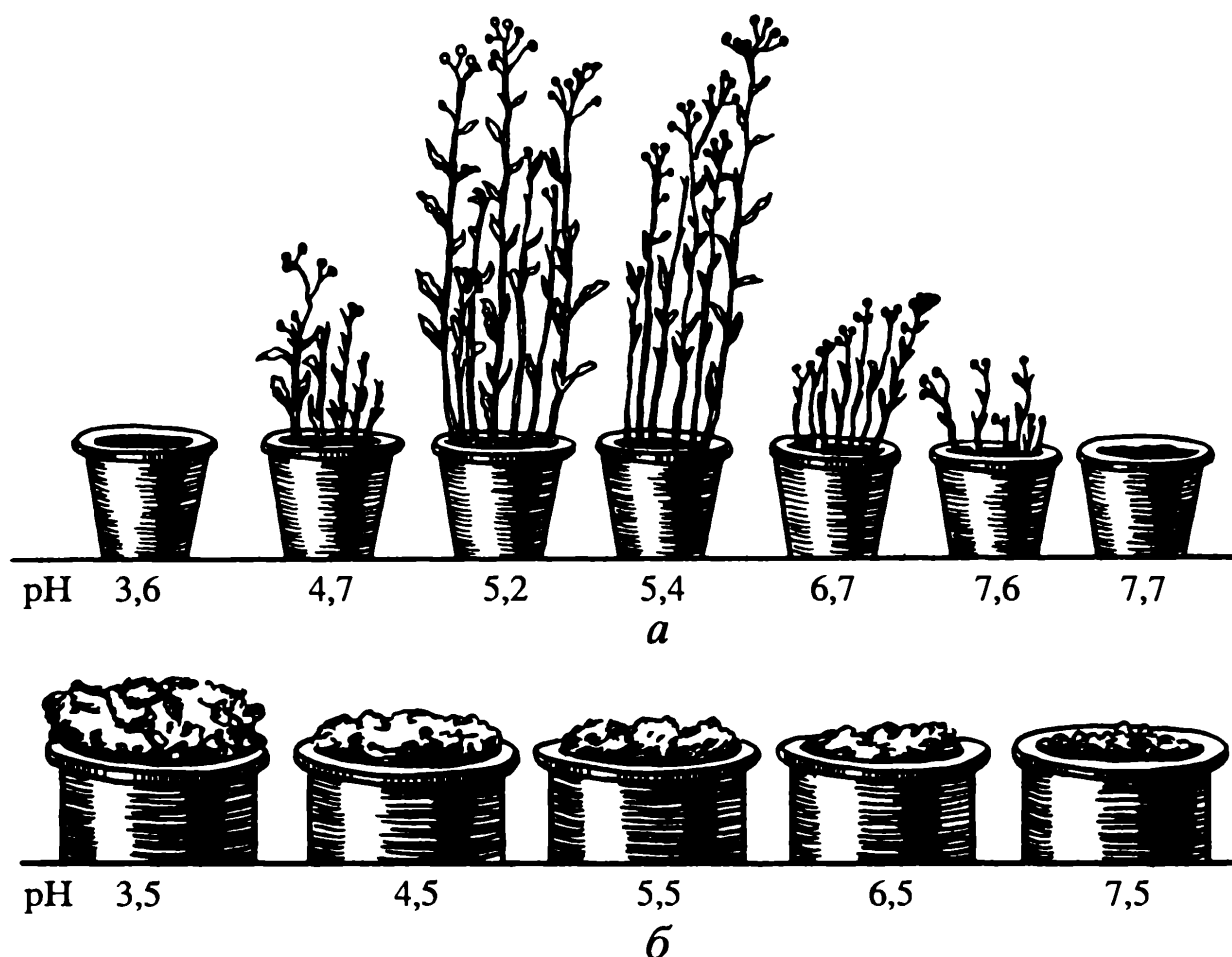


Рис. 74. Рост крестовника лесного (а) и сфагнума красноватого (б) при разной кислотности почвы

Многие виды растений способны расти в широких пределах значений pH. Однако их размеры и биомасса при разной кислотности различны (рис. 74).

Засоление почвы. Засолением называют повышенное содержание в почве некоторых легкорастворимых солей, которое оказывает резко неблагоприятное воздействие на растения. Эти соли вызывают угнетение и гибель растений даже при небольших концентрациях. В почвенном растворе соли, о которых идет речь, находятся в виде ионов. В большинстве случаев засоление обусловлено ионами Na^+ и Cl^- .

Неблагоприятное воздействие засоления почвы объясняется рядом причин. На засоленных почвах сильно затруднено водоснабжение растений, медленно идет синтез белков, подавлены процессы роста и т.д. Наряду с этим засоление крайне неблагоприятно влияет на почвенные микроорганизмы, а их деятельность, как известно, очень важна для нормального развития высших растений (минерализация растительных остатков, биологическая фиксация азота и т.д.).

Засоленные почвы встречаются почти исключительно в областях с резко засушливым климатом (степи, пустыни), где в почве преобладает восходящий ток воды. Источником солей чаще всего служат сильно

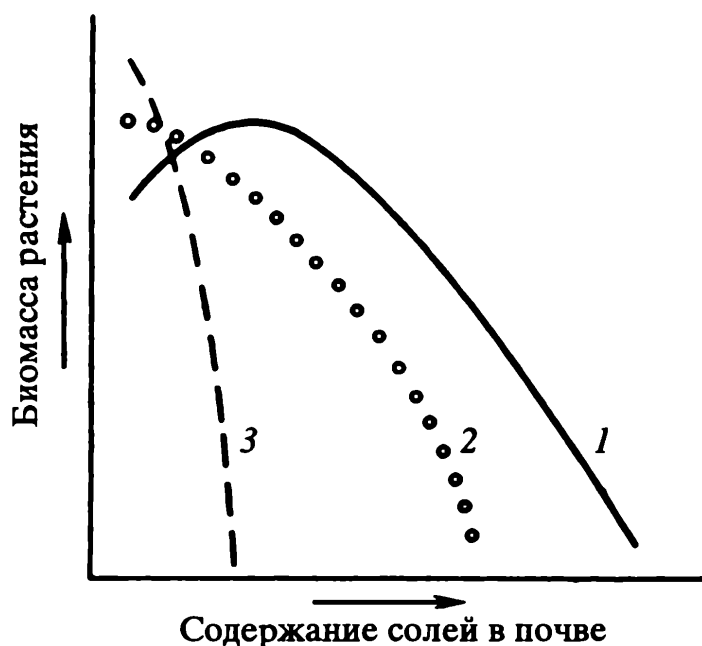


Рис. 75. Изменение биомассы галофита (1), солеустойчивого растения (2) и гликофита (3) при возрастании засоления почвы

минерализованные грунтовые воды, залегающие неглубоко от поверхности. Разные виды растений неодинаково относятся к засолению почвы. Выделяют следующие группы видов:

1. **Галофиты** (солелюбы). Хорошо переносят засоление, растут на засоленных почвах. Наибольшая биомасса у этих растений наблюдается при некотором засолении (рис. 75). Примерами типичных галофитов могут быть растения солончаков (солерос — *Salicornia europaea*, сарсазан — *Halocnemum strobilaceum* и др.).

2. **Гликофиты**. Не выносят засоления, растут на незасоленных почвах. Даже при слабом засолении рост их резко ухудшается и растения погибают. Сюда относятся многие растения тундр, лугов, болот и лесов.

3. **Солеустойчивые**. Предпочитают незасоленные почвы, но могут расти и при некотором засолении (иногда даже довольно сильном). По мере возрастания засоленности рост их постепенно ухудшается. Однако лучше всего они растут на незасоленных почвах (в этом отличие от галофитов). Примерами могут быть типчак (*Festuca valesiaca*), различные виды ковылей (*Stipa*).

Следует добавить, что резкой границы между галофитами и гликофитами провести нельзя (наблюдаются все переходы между теми и другими).

Физические свойства почвы

Гранулометрический состав почвы. Он определяется соотношением количества твердых почвенных частиц различных размеров. В зависимости от соотношения количества песчаных (крупнее 0,01 мм) и глинистых частиц (мельче 0,01 мм) различают *песчаные*, *супесчаные*,

суглинистые и глинистые почвы. Песчаные и супесчаные почвы называют *легкими*, суглинистые и глинистые — *тяжелыми*.

Гранулометрический состав почвы относится к числу косвеннодействующих экологических факторов. Он воздействует на растения благодаря тому, что размеры почвенных частиц определяют водный и питательный режимы почвы. Песчаные и супесчаные почвы, имеющие сравнительно крупные частицы, плохо удерживают воду и питательные вещества, они более или менее сухие и бедные. Суглинистые и глинистые почвы, имеющие мелкие частицы, напротив, хорошо удерживают воду и питательные вещества, они довольно влажные и богатые.

Сказанное выше относится к гумидным областям. В аридных областях соотношения несколько иные. Например, в пустынях песчаные почвы являются более влажными, чем суглинистые и глинистые. Во время засухи тяжелые почвы в пустыне пересыхают сильнее и глубже, чем песчаные, в которых из-за перепада суточных температур конденсируется влага.

Гранулометрический состав почвы в сильной степени влияет на рост растений. Одно и то же растение совершенно по-разному развивается на легких и тяжелых почвах, поскольку они сильно различаются по водному и пищевому режиму. Например, сосна обыкновенная, которая очень нетребовательна к влаге и питательным веществам, на песчаных почвах бывает довольно низкорослой. На суглинистых же почвах она растет значительно лучше, достигает более крупных размеров.

Гранулометрический состав почвы существенно влияет также и на распространение растений по земной поверхности. Например, в лесной зоне в условиях влажного климата некоторые южные степные растения проникают далеко на север по песчаным почвам. Такие почвы сравнительно теплые и сухие, они наиболее благоприятны для растений степей.

Существуют виды растений, которые встречаются исключительно на песчаных почвах, тесно с ними связаны. Это так называемые *псаммофиты*. К числу их относятся, например, многие растения песчаных пустынь (джузгун — *Calligonum*, песчаная акация — *Ammodendron* и др.).

Аэрация почвы. Аэрацией почвы называют содержание в ней воздуха. Для растений в равной степени необходимы как вода, так и воздух, находящиеся в почве. Но они являются в известном смысле антагонистами: чем больше воды, тем меньше воздуха, и наоборот. Динамика водного и воздушного режимов в почве обеспечивает нормальное существование растений.

Воздух в почве содержит кислород, который необходим для нормальной жизнедеятельности корней, активного поглощения почвенного раствора. При недостатке кислорода деятельность корней нарушается, поглощение питательных веществ происходит медленно, с

трудом. При отсутствии в почве кислорода поглощающая деятельность корней полностью прекращается.

Дефицит кислорода обычно возникает, когда почва чрезмерно насыщается водой. Особенно опасно резкое, внезапное увеличение влажности, которое сопровождается острым недостатком кислорода. В этих условиях поглощение воды корнями быстро падает, листья завядают, растение погибает. Постепенное обводнение почвы и обеднение кислородом менее опасны, так как растения обычно успевают приспособиться к этому.

В разные периоды года растения неодинаково чувствительны к недостатку кислорода в почве. В состоянии покоя (осенью) корни переносят недостаток кислорода лучше, чем в период активного роста (летом).

Разные виды растений неодинаково реагируют на дефицит кислорода в почве. Многие сухопутные растения очень к этому чувствительны. Однако некоторые растения болот и водоемов могут хорошо расти на почве, где нет свободного кислорода (например, рогоз — *Typha*, кувшинка — *Nymphaea*, кубышка — *Nuphar*). Растения подобного типа имеют хорошо развитую воздухоносную ткань (аэренхиму). Кислород, проникший через устьица или появившийся в листьях в результате фотосинтеза, распространяется по всему растению вплоть до корней по многочисленным воздухоносным каналам.

РЕЛЬЕФ

Рельеф — косвеннодействующий экологический фактор. Он оказывает большое влияние на жизнь растений благодаря тому, что перераспределяет в пространстве тепло, свет и влагу.

Различают *макрорельеф* (горы, низменности и др.), *мезорельеф* (холмы, овраги и др.) и *микрорельеф* (кочки, мелкие западинки и др.).

Влияние макрорельефа хорошо прослеживается в горах. При подъеме в горы изменяется количество тепла и влаги, вследствие чего сменяются различные пояса растительности.

Большое значение имеют экспозиция и крутизна склонов. Южные склоны вследствие лучшего нагревания солнечными лучами всегда более теплые и сухие, чем северные. В растительном покрове южных склонов встречается много теплолюбивых растений.

Крутизна склона определяет в первую очередь обеспеченность растений почвенной влагой. На более пологих склонах сток воды по поверхности меньше, чем на более крутых, вследствие чего растения здесь получают больше влаги. Наклон поверхности может влиять и на тепловой режим (крутые склоны южной экспозиции сильнее нагреваются солнцем, чем пологие).

Мезорельеф также в сильной степени влияет на растения, определяя их обеспеченность теплом и влагой. Влияние мезорельефа в некоторых отношениях сходно с влиянием макрорельефа (южные склоны всегда более теплые и сухие, чем северные, крутые склоны более сухие, чем пологие, и т.д.). Существенное значение имеет также влияние положительных и отрицательных форм мезорельефа на распределение охлажденных масс воздуха. Холодный воздух, как более тяжелый, стекает с повышений в понижения и здесь застаивается. Вследствие этого вершины холмов оказываются более теплыми, чем замкнутые котловины и впадины. В отрицательных формах мезорельефа создаются особенно неблагоприятные условия для растений, требовательных к теплу.

Мезорельеф влияет также на перераспределение влаги по земной поверхности. Повышения всегда более сухие, чем понижения, так как вода стекает по поверхности вниз. В степной зоне европейской части страны в отрицательных формах мезорельефа (в оврагах и балках) скапливаются снег и талые воды, что создает повышенное увлажнение и обуславливает произрастание здесь леса (так называемые *байрачные леса*).

Микрорельеф имеет значение для растений главным образом потому, что вызывает перераспределение влаги. Влияние микрорельефа хорошо заметно, например, на сфагновых болотах. Здесь на вершинах кочек встречаются менее влаголюбивые растения, а в понижениях между ними — более влаголюбивые.

Микрорельеф часто служит причиной мозаичности растительности на небольшом пространстве. Это наблюдается в разных типах растительного покрова.

Вопросы по теме «Экологическое значение почвы и рельефа»:

1. Суммарное содержание питательных веществ в почве.
2. Основные группы растений по отношению к степени богатства почвы питательными веществами.
3. Содержание доступного азота.
4. Фосфор и калий в жизни растений.
5. Основные группы растений по отношению к содержанию кальция в почве.
6. Кислотность почвы и группы растений по отношению к ней.
7. Засоление почвы и группы растений по отношению к нему.
8. Физические свойства почвы.
9. Легкие и тяжелые почвы.
10. Влияние механического состава почвы на растения.
11. Влияние аэрации почвы на растения.
12. Рельеф как косвеннодействующий фактор.
13. Основные типы рельефа и влияние их на перераспределение тепла, света и влаги.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

В природе растения обычно образуют растительные сообщества и взаимодействуют между собой. Существуют также сложные и разнообразные взаимоотношения между растениями и другими живыми организмами (животными, грибами и т.д.). Влияние их на растения может быть прямым (например, поедание животными) и косвенным (через изменение условий среды).

Животные оказывают огромное влияние на растения. Формы этого влияния чрезвычайно разнообразны, и рассмотреть их все у нас нет возможности. Большое значение имеет, в частности, поедание растений, что причиняет иногда им существенный вред (например, при массовом размножении листогрызущих насекомых-вредителей в лесу).

Однако животные играют также и положительную роль в жизни растений. Они способствуют опылению цветков, распространению семян и плодов, удобряют почву экскрементами и т.д. Для расселения некоторых древесных пород (например, кедра, дуба) большое значение имеет распространение их семян птицами и зверями. Зачатки некоторых растений переносят муравьи. Растения, цветки которых опыляют насекомые, называют *энтомофилами*. Растения, у которых семена распространяют звери и птицы, называют *зоохорами*.

Рассмотрим подробнее взаимоотношения между растениями, а также между растениями и другими организмами (грибы и бактерии). Различают следующие формы взаимоотношений: прямые, или контактные, косвенные трансбиотические и косвенные трансбиотические.

Прямые, или контактные, взаимоотношения могут быть механическими и физиологическими. Примером механических взаимоотношений является влияние деревянистых лиан (например, плюща) на стволы деревьев. Лианы сильно сдавливают ствол и могут вызвать гибель дерева.

Физиологические взаимоотношения между растениями включают симбиоз, паразитизм и некоторые другие.

Симбиоз — это отношения между растениями и другими организмами, дающие им взаимную пользу. Примером может быть симбиоз корней высших растений с клубеньковыми бактериями-азотфиксаторами, а также симбиоз гриба с корнями высших растений (микориза).

Паразитизм — это отношения между растениями, а также между растениями и другими организмами, когда одни из них получают пищу или отдельные питательные вещества от других. Паразиты многочисленны среди грибов и бактерий, гораздо меньше их среди цветковых растений (Петров крест, повилика, заразиха и др.). Растения, имеющие хлорофилл и сами вырабатывающие углеводы, но получающие от других растений питательные вещества, называются полупаразитами, или «зелеными паразитами» (омела, погребки, мытники и др.).

Косвенные трансабиотические взаимоотношения растений — это влияние одних растений на другие через изменение среды. Такой тип взаимоотношений довольно широко распространен. Влияния через среду осуществляются разными путями. Один из них — затенение, перехват света. Например, в лесу деревья затеняют растения нижних ярусов лесного сообщества (кустарники, травы и др.), что вызывает их угнетение.

Другой путь взаимодействия растений в сообществах — через слой мертвых растительных остатков, который накапливается на поверхности почвы (в лесу — подстилка, на лугах и в степях — ветошь). Этот слой затрудняет проникновение семян и спор в почву, является механическим препятствием на пути проростков к свету.

Сложно и многообразно взаимовлияние растений через почву. В результате жизнедеятельности некоторых растений изменяются, например, питательные свойства почвы, что небезразлично для соседних растений. Известно, что некоторые древесные породы способствуют перемещению минеральных веществ из глубоких горизонтов почвы в ее верхние слои и, следовательно, обогащают почву. Это положительно влияет на соседние растения, требовательные к почвенному питанию.

Одни растения могут влиять на другие также через химические выделения — особые вещества, которые образуются в живых органах растений (например, эфирные масла) или попадают в почву из отмерших частей растений (главным образом опавших листьев).

Химические выделения одних растений могут отрицательно влиять на другие и даже вызывать их гибель. Неблагоприятное воздействие оказывают, например, выделения горькой полыни, вследствие чего в ее густых зарослях не растут никакие другие растения. Влияние растений через их выделения получило название *аллелопатии*.

К трансабиотическим взаимоотношениям можно отнести также *конкуренцию*. Конкурентные отношения возникают на основе использования жизненно важных ресурсов местообитания. Например, в лесных сообществах наблюдается сильное сближение надземных частей деревьев, что определяет конкуренцию за свет между ними.

Очень большое значение имеет корневая конкуренция за питательные вещества в почве и за почвенную влагу. Она возникает вследствие того, что корни одних растений поглощают воду и питательные вещества более энергично, чем корни других. Конкуренция за воду бывает особенно острой на сухих почвах, где воды очень мало. На почвах, хорошо обеспеченных влагой, наибольшее значение имеет конкуренция за питательные вещества, в особенности за азот.

Косвенные трансабиотические взаимодействия между растениями осуществляются при посредстве других организмов. Такая форма вза-

имоотношений наблюдается, например, на лугах при выпасе скота. Животные поедают одни растения хорошо, другие плохо или же вовсе не поедают. Неповрежденные растения сильно разрастаются и угнетают другие виды.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

Жизненную форму можно определить как своеобразный общий облик группы растений, возникающий в определенных условиях среды. Примером жизненных форм могут быть дерево, кустарник, полукустарник, корневищный многолетник и т.д. В ходе эволюции жизненная форма развилась как приспособление растений к определенным условиям жизни. К одной и той же жизненной форме могут относиться представители разных родов и семейств.

Существуют различные классификации жизненных форм растений, основанные на разных принципах их выделения. Особенно широко распространена классификация жизненных форм датского ботаника Кристиана Раункиера, разработанная в начале XX в. (рис. 76). В основу этой классификации положены способы переживания растениями неблагоприятного времени года. Особое внимание уделяется положению почек возобновления по отношению к поверхности почвы в течение неблагоприятного времени года (холодной зимы или жаркого и сухого лета).



Рис. 76. Жизненные формы растений (по Раункиеру)

Слева направо: два хамефита, фанерофит, три гемикриптофита, два геофита, терофит. Зимующие органы закрашены черным

Основные жизненные формы в системе К. Раункиера следующие.

Фанерофиты — сравнительно крупные растения, у которых почки возобновления расположены высоко над землей (деревья, кустарники).

Хамефиты — низкорослые растения с зимующими надземными побегами и с почками возобновления, расположенными невысоко над поверхностью земли (реже на поверхности). Сюда относятся преимущественно кустарнички (брусника, черника и др.), но и некоторые травянистые растения (например, барвинок).

Гемикриптофиты — травянистые многолетники, у которых надземные органы в конце вегетации отмирают, а почки возобновления, развивающиеся на живых подземных органах, находятся на уровне почвы и защищены подстилкой и снегом. Эта группа широко распространена в луговых, степных и лесных растительных сообществах.

Криптофиты — растения, у которых почки возобновления располагаются под землей. Сухопутные криптофиты называют также геофитами. По характеру подземных органов различают луковичные геофиты (тюльпаны), клубневые (цикламены), корневищные (ландыш) и корневые (вьюнок полевой).

Терофиты — однолетние растения, переживающие неблагоприятный период в виде семян, находящихся в почве или на ее поверхности. Они хорошо представлены в степях и особенно пустынях, немногие встречаются в лесах (например, некоторые виды марьянников).

Жизненные формы являются отражением условий жизни организмов. Изучение жизненных форм растений в различных растительных сообществах способствует более глубокому познанию сообществ.

Вопросы по теме «Биотические факторы. Основные жизненные формы»:

1. Роль животных в жизни растений.
2. Прямые и контактные взаимоотношения между растениями.
3. Механические и физиологические взаимоотношения между растениями.
4. Симбиоз и паразитизм.
5. Косвенные трансабиотические взаимоотношения растений.
6. Аллелопатия, конкуренция.
7. Определение жизненной формы растений.
8. Жизненные формы по Раункиеру.

Глава 6

ОСНОВЫ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

Фитоценология изучает растительные сообщества (фитоценозы) — их состав, структуру и функционирование, обусловленные взаимоотношениями растений в условиях совместного произрастания. Объектом изучения служат как естественные фитоценозы (лесные, луговые, болотные, тундровые и др.), так и искусственные (например, посевы и посадки культурных растений). Фитоценология относится к числу биологических наук, изучающих живую материю на ценоотическом уровне, т.е. на уровне сообществ организмов (рис. 77).

В задачу фитоценологии входит исследование растительных сообществ с разных точек зрения (состав и структура сообществ, их динамика, продуктивность, изменения под влиянием деятельности человека, взаимосвязи с окружающей средой и т.д.). Большое значение

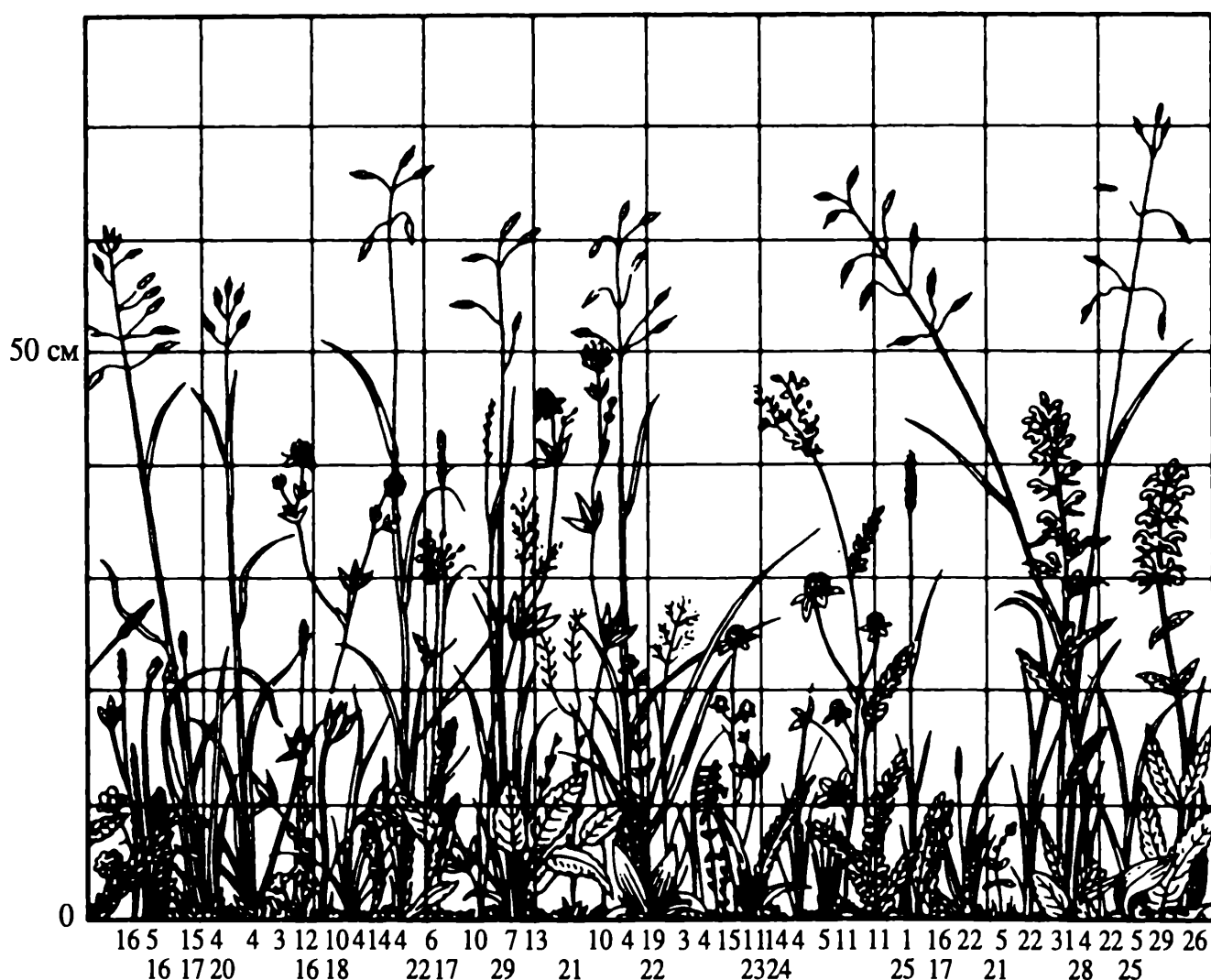


Рис. 77. Фитоценоз северной (луговой) степи под Курском

Вертикальная проекция надземных частей растений на отрезке длиной 1 м. Цифрами показаны отдельные виды растений

уделяется также классификации фитоценозов. Классификация является необходимой основой для изучения растительного покрова, для составления карт растительности различных территорий. Исследование фитоценозов обычно проводят путем их подробного описания по специально разработанной методике. При этом широко используют как качественные, так и количественные методы учета различных признаков фитоценоза (например, доли участия отдельных видов растений в составе сообщества).

Фитоценология — не только описательная наука, она использует также экспериментальные методы. Объектом эксперимента служат растительные сообщества. Воздействуя определенным образом на фитоценоз (например, внося удобрения на луг), выявляют реакцию растительности на это воздействие. Экспериментальным путем изучают также взаимоотношения между отдельными видами растений в фитоценозе и т.д.

Фитоценология имеет важное народнохозяйственное значение. Данные этой науки необходимы для рационального использования естественного растительного покрова (лесов, лугов, степей, тундр и др.), для планирования хозяйственных мероприятий в сельском и лесном хозяйстве. Фитоценология имеет непосредственное отношение к землеустройству, охране природы, мелиоративным работам и т.д. Данные фитоценологии находят применение даже при геологических и гидрогеологических изысканиях (в частности, при поисках грунтовых вод в пустынных районах).

Фитоценология — сравнительно молодая наука. Она стала интенсивно развиваться только с начала XX столетия (само понятие «фитоценоз» и производное от него название «фитоценология» были введены в научный обиход в 1918 г. австрийским исследователем Хельмутом Гамсом). Большой вклад в развитие фитоценологии внесли отечественные ученые Леонтий Григорьевич Рамёнский, Василий Васильевич Алёхин, Александр Петрович Шенников, Владимир Николаевич Сукачёв, Тихон Александрович Работнов и др. Значительную роль сыграли и зарубежные ученые, в особенности Жозья Браун-Бланке (J. Braun-Blanquet) (Франция), Фредерик Клементс (F. Clements) (США), Роберт Хардинг Уиттекер (R. Whittaker) (США) и ряд других.

ФИТОЦЕНОЗ И ЕГО ОСОБЕННОСТИ

Согласно определению В.Н. Сукачева, *фитоценозом (или растительным сообществом) надо называть всякую совокупность высших и низших растений, обитающих на данном однородном участке земной поверхности, с только им свойственными взаимоотношениями как между собой, так и с условиями местообитания, и поэтому создающими*

свою особую среду, фитосреду. Как видно из этого определения, главнейшими особенностями фитоценоза являются взаимодействие между образующими его растениями, с одной стороны, и взаимодействие между растениями и окружающей средой — с другой. Влияние растений друг на друга имеет место только тогда, когда они более или менее сближены, соприкасаются своими надземными или подземными органами. Совокупность отдельно располагающихся растений, не оказывающих влияния друг на друга, нельзя назвать фитоценозом; подобные совокупности растений называют *растительными группировками*.

Формы влияния одних растений на другие разнообразны. Они были подробно рассмотрены нами ранее. Однако не все эти формы имеют одинаковое значение в жизни растительных сообществ. Ведущую роль в большинстве случаев играют трансабиотические взаимоотношения, прежде всего затенение и корневая конкуренция за влагу и питательные вещества в почве. Особенно острой чаще всего бывает конкуренция за минеральные соединения азота, которых во многих почвах содержится мало.

Совместная жизнь растений в фитоценозе, когда они в той или иной степени влияют друг на друга, накладывает глубокий отпечаток на их внешний облик. Это особенно заметно в лесных фитоценозах. Деревья, образующие лес, сильно отличаются по внешнему виду от одиночных деревьев, которые выросли на открытом месте. В лесу деревья более или менее высокие, кроны их узкие, высоко подняты над землей. Одиночные деревья значительно ниже, кроны их широкие, низко опущенные.

Результаты влияния растений друг на друга хорошо заметны также в травяных фитоценозах, например на лугах. Здесь растения имеют меньшие размеры, чем при одиночном произрастании, менее обильно цветут и плодоносят, а некоторые и вовсе не цветут. В фитоценозах любого типа растения взаимодействуют между собой, и это сказывается на их внешнем облике и жизненном состоянии.

Взаимодействие между растениями, с одной стороны, и между ними и окружающей средой — с другой, имеет место не только в естественных растительных сообществах. Они отчетливо проявляются в тех совокупностях растений, которые созданы человеком (посевы, посадки и др.). Поэтому их также относят к числу фитоценозов.

В определение фитоценоза В.Н. Сукачев включает такой признак, как однородность территории, которую занимает фитоценоз. Под этим следует понимать однородность условий местообитания, прежде всего почвенных условий, в пределах фитоценоза.

Наконец, В.Н. Сукачев указывает на то, что фитоценозом можно назвать только такую совокупность растений, которая создает свою особую среду (фитосреду). Всякий фитоценоз в той или иной мере

преобразует ту среду, в которой он развивается. Фитосреда существенно отличается от экологических условий на открытом пространстве, лишенном растений (изменяется освещенность, температура, влажность, скорость ветра и др.).

СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗОВ

Говоря о составе фитоценозов, имеют в виду прежде всего флористический (видовой) состав, а также состав жизненных форм, экологических групп растений и ряд других признаков. Разные фитоценозы в большей или меньшей степени отличаются друг от друга по своему составу.

Флористический состав. В конкретном фитоценозе, как правило, можно насчитать десятки видов растений. Маловидовые фитоценозы встречаются сравнительно редко и занимают небольшие площади. Число видов сосудистых растений, образующих фитоценоз, может варьировать от 1–3 до 500–1000 и более.

Видовое богатство растений в фитоценозе тесно связано с климатическими и почвенными условиями. Чем благоприятнее эти условия, тем больше видов входит в состав фитоценоза. Особенно много видов в тропических дождевых лесах, развивающихся в очень теплом и влажном климате. Сравнительно много видов в фитоценозах луговой степи и пойменных лугов, где почвы богаты питательными веществами. В крайних, особенно неблагоприятных условиях видовое богатство наименьшее. Очень мало видов входит, например, в состав фитоценозов, развивающихся на солончаках. Здесь для растений крайне неблагоприятен избыток солей в почве. В таких условиях могут существовать лишь немногие виды растений.

Состав жизненных форм. Растения, образующие фитоценоз, как правило, принадлежат к разным жизненным формам. Особенно велико разнообразие жизненных форм в лесных фитоценозах, где встречаются деревья, кустарники, кустарнички (низкорослые кустарники), травянистые растения, мхи, лишайники и т.д. Каждая из перечисленных более крупных жизненных форм в свою очередь подразделяется на более мелкие (например, кустарнички — на вечнозеленые и листопадные и т.д.).

Значительное разнообразие жизненных форм наблюдается и в травяных фитоценозах (луговых, степных и т.д.). Отдельные виды растений сильно различаются в отношении длительности жизни, формы роста, способов размножения и перезимовывания и т.д.

Экологические группы растений. В состав фитоценоза нередко входят растения, относящиеся к разным экологическим группам по требовательности к свету, влаге, питательным веществам в почве и др.

Так, в одном и том же лесном фитоценозе совместно существуют светолюбивые деревья, образующие верхний ярус леса, и сравнительно теневыносливые лесные травы. В заболоченном лесу из черной ольхи на повышениях у стволов деревьев распространены растения-мезофиты, а в обводненных понижениях — растения-гигрофиты. Разнообразие экологических групп лучше выражено в тех случаях, когда в пределах фитоценоза чередуются участки, различающиеся по условиям среды (например, микроповышения и микропонижения).

Доминанты. Разные виды растений различаются по своему участию в сложении фитоценоза. Некоторые из них представлены очень многими экземплярами. Такие виды называют доминирующими, или доминантами. Так, кислица часто является доминантом травяно-кустарничкового покрова в ельниках и сосняках. Помимо доминантов есть другие виды, которые встречаются в фитоценозе с меньшей численностью, причем у разных видов она различна. Численность вида чаще всего оценивают по его проективному покрытию (часть общей площади участка, занятая проекциями надземных органов вида на горизонтальную плоскость).

Разные фитоценозы существенно различаются между собой по числу видов-доминантов. В некоторых сообществах доминирует только какой-либо один вид (например, тростник на болотах). Такие фитоценозы называют монодоминантными. Фитоценозы, где доминирующих видов несколько, называют полидоминантными (многие типы пойменных лугов).

Монодоминантные фитоценозы, как правило, развиваются в менее благоприятных климатических и почвенных условиях, **полидоминантные** — в более благоприятных. В некоторых фитоценозах вообще невозможно выделить доминирующие виды (например, во влажных тропических лесах).

Эдификаторы. В фитоценозах различают также виды-эдификаторы, или средообразователи. Так называют растения, которые не только встречаются в большом числе экземпляров, но и оказывают сильное воздействие на окружающую среду, определяют условия жизни других растений. Примером вида-эдификатора может быть ель в еловом лесу. Под пологом ели создается очень своеобразная среда, которая резко отличается от условий на открытом месте (сильное затенение, высокая влажность и т.д.). Ель относится к числу сильных эдификаторов, ее преобразующее воздействие на среду очень велико.

Состав фитоценоотипов. *Фитоценоотипом называют группу видов растений, характеризующихся определенной «стратегией жизни».* Наиболее распространена классификация фитоценоотипов, предложенная Л.Г. Раменским. Он различал три группы фитоценоотипов: *виоленты*, *пациенты* и *эксплеренты*. *Виоленты* — конкурентно мощные растения,

занимающие прочные, устойчивые позиции в фитоценозе (ель в еловом лесу, ковыль в степи). *Пациенты* — выносливые растения. Они хотя и не обладают конкурентной силой, но постоянно присутствуют в фитоценозе благодаря тому, что хорошо переносят воздействие виолентов (кислица в еловом лесу). *Эксплеренты* являются слабыми конкурентами. Они легко захватывают любую лишенную растений территорию, но удерживают ее недолго, а затем «перекочевывают» на новый свободный участок (мать-и-мачеха). В состав фитоценоза входят виды растений, относящиеся к разным фитоценотипам. Например, в лесных фитоценозах многие растения являются виолентами и пациентами, а эксплерентов очень мало (мать-и-мачеха и иван-чай на зарастающих кострищах).

Ценотические популяции видов. Каждый вид представлен в фитоценозе, как правило, многими особями. Они различны по своим размерам, возрасту, жизненному состоянию (одни цветут, другие только вегетируют). Совокупность особей вида в каком-либо конкретном фитоценозе называют ценотической популяцией данного вида. В состав ценотической популяции входят: 1) живые семена, содержащиеся в почве (так называемые *почвенные банки семян*); 2) проростки; 3) молодые растения; 4) взрослые особи, которые не цветут; 5) взрослые особи, образующие цветки; 6) старческие особи, находящиеся в стадии угасания (рис. 78). Количественное соотношение между перечисленными группами указывает на то, насколько устойчиво положение вида в фитоценозе, каково будущее этого вида (сохранится ли он в прежнем количестве, станет ли более обильным или, напротив, исчез-



Рис. 78. Состав ценопопуляции вида многолетнего травянистого растения (схема)
 1 — живые семена в почве; 2 — проростки; 3 — молодые растения; 4 — взрослые растения, не образующие генеративных органов; 5 — взрослые растения, образующие генеративные органы; 6 — старческие особи

нет). Например, если в составе ценотической популяции нет семян в почве, проростков и молодых растений, но много старческих экземпляров, это означает, что вид может скоро исчезнуть из фитоценоза. В познание ценотических популяций растений особенно большой вклад внес Т.А. Работнов.

Постоянство видового состава. На всей территории, занимаемой фитоценозом, видовой состав растений довольно однороден. На разных участках в пределах фитоценоза встречаются одни и те же доминирующие виды и ряд других видов, не являющихся доминантами. Лишь некоторые более редкие виды присутствуют не на каждом участке. Следовательно, в разных частях фитоценоза видовой состав растений в общих чертах сходен. Каждый фитоценоз характеризуется определенным видовым составом растений и в этом отношении отличается от других фитоценозов.

СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗОВ

Под структурой фитоценоза понимают особенности размещения растений в пространстве (в горизонтальном и вертикальном направлениях).

К числу структурных признаков фитоценоза относится *степень сомкнутости растительного покрова* (рис. 79). Ее характеризуют с помощью общего проективного покрытия растений (часть площади, занятая проекциями надземных органов растений). Степень сомкнутости растительного покрова в разных сообществах сильно различается. Это часто связано с обеспеченностью растений влагой. На тех участках, где меньше влаги в почве, растительный покров обычно более редкий.

Вертикальная структура сообществ. В состав фитоценоза, как правило, входят растения, более или менее различающиеся по своей высоте. Это особенно хорошо заметно в лесных фитоценозах. Здесь встречаются растения самой разной высоты — от очень высоких деревьев, достигающих нескольких десятков метров, до мелких мхов и лишайников, которые не превышают нескольких сантиметров.

Растения, более или менее сходные по высоте, образуют отдельные ярусы, представляющие собой структурные элементы фитоценоза. Так, в лесных фитоценозах можно выделить ярус деревьев (древостой), ярус кустарников (подлесок), травяно-кустарничковый ярус, мохово-лишайниковый покров (рис. 80). Особенно хорошо выражены ярусы в хвойных лесах таежной полосы. Однако иногда в фитоценозе невозможно выделить четко обособленные ярусы (например, во многих типах лугов).

Ярусы правомерно выделять лишь тогда, когда входящие в их состав растения достаточно многочисленны, более или менее сомкнуты.

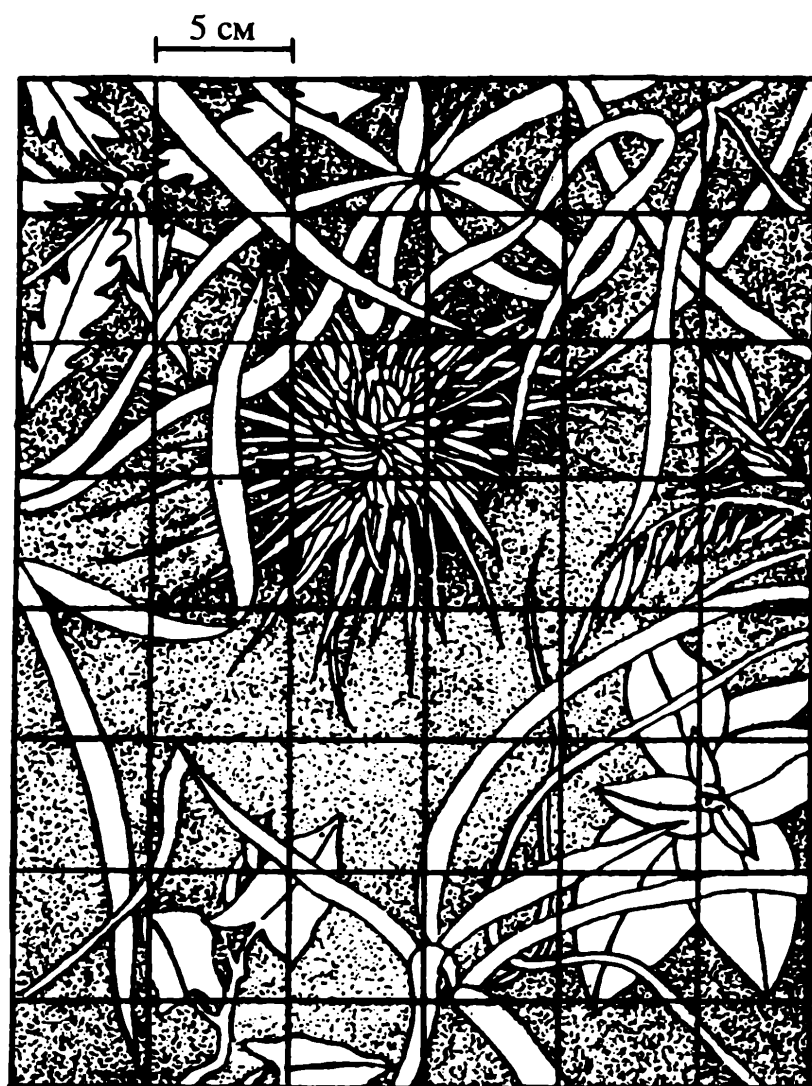


Рис. 79. Фрагмент травяного фитоценоза, имеющего небольшую сомкнутость растительного покрова (общее проективное покрытие около 40 %)

В противном случае следует говорить о том, что тот или иной ярус не выражен или выражен слабо.

Различают ярусность надземную и подземную (в последнем случае имеют в виду ярусное расположение подземных органов растений в почве). Хорошо выраженная подземная ярусность наблюдается очень редко (например, в растительных сообществах на солонцах).

В лесных фитоценозах помимо растений, входящих в состав определенного яруса, есть растения, которые не принадлежат ни к какому ярусу. Сюда относятся, в частности, лианы и эпифиты (эпифитами называют растения, поселяющиеся в лесу на стволах и ветвях деревьев). В лесах нашей страны лиан очень мало, а в качестве эпифитов встречаются главным образом мхи и лишайники. Эпифиты являются автотрофными растениями, способными к фотосинтезу. Они используют дерево только как место поселения, но не как источник питания.

Обычно не образуют отдельного постоянного яруса также молодые экземпляры деревьев в лесу (самосев и подрост).

Горизонтальная структура сообществ. Характерная особенность фитоценозов — неоднородность в горизонтальном направлении. Часто

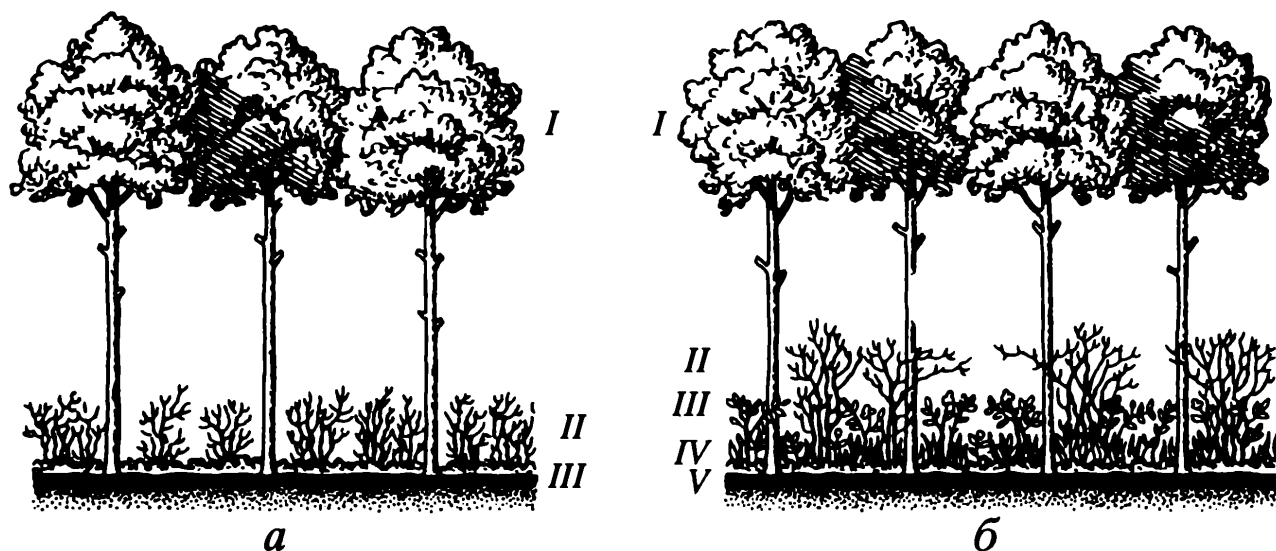


Рис. 80. Ярусность лесных фитоценозов
 а – трехъярусный; б – пятиярусный. I–V – ярусы

наблюдается более или менее выраженная пятнистость, мозаичность растительного покрова в пределах фитоценоза. Например, в лиственных лесах Якутии на почве под кронами деревьев преобладают зеленые мхи, а вне крон – лишайники. В дубово-еловых лесах средней России под деревьями дуба господствуют одни травянистые растения (сныть), а под деревьями ели – другие (кислица) и т.д.

Иногда в нижних ярусах лесных фитоценозов пятна одного растения чередуются с пятнами другого, причем это не связано с влиянием древесного яруса. Например, в еловом лесу можно встретить пятна кислицы, пятна майника и т.д.

Мозаичность свойственна не только лесным фитоценозам. Она наблюдается также на лугах, болотах, в тундре, степях и пустынях. Это явление распространено очень широко.

В том случае, когда мозаичность растительного покрова хорошо выражена, в пределах фитоценоза выделяют отдельные структурные единицы – *микрофитоценозы*. Так, если в еловом лесу встречаются участки с господством кислицы и участки с господством зеленых мхов, то выделяют два микрофитоценоза – елово-кисличный и елово-зелено-моховой.

Если рассматривать не фитоценоз, а более широкое природное образование – биогеоценоз, то структурными единицами мозаичности следует считать *парцеллы* (этот термин предложил Н.В. Дылис). В состав каждой парцеллы входит не только растительность, но и другие компоненты живой и неживой природы (микроклиматические условия, почва, зоокомпоненты, грибы, микроорганизмы и т.д.). Однако территориально парцеллы совпадают с микрофитоценозами, поскольку границы парцелл проводят по растительному компоненту. Мозаичность растительного покрова в пределах одного и того же фитоценоза

может быть обусловлена разными причинами. Одна из главных причин — неоднородность, пятнистость условий среды. Часто мозаичность обусловлена микрорельефом. В этом случае в микропонижениях развиваются более влаголюбивые растения, а на микроповышениях — менее влаголюбивые. Мозаичность травяно-кустарничкового покрова в лесу нередко вызвана тем, что определенные виды растений способны расти зарослями, образуя пятна. Это происходит благодаря разрастанию горизонтальных корневищ в почве или ползучих надземных побегов. Могут быть и другие причины мозаичности фитоценозов (деятельность животных, человека и т.д.).

Площадь выявления фитоценоза. Характерные особенности фитоценоза (его видовой состав, количественные соотношения между видами, структура) обнаруживаются лишь на определенной по размерам площади. Полностью они выявляются на всей территории, занимаемой фитоценозом, но с достаточной полнотой и на некоторой ее части. Минимальные размеры такого участка не одинаковы для разных фитоценозов. Для лесных фитоценозов нужны многие сотни квадратных метров, для травяных, как правило, достаточно 100 м². Минимальную площадь, на которой можно обнаружить главнейшие особенности фитоценоза, называют площадью выявления.

Следует заметить, что площадь выявления не одинакова для разных лесных сообществ в зависимости от их сложности. Так, для лесов с богатым видовым составом деревьев (например, хвойно-широколиственные леса Дальнего Востока) площадь выявления значительно больше, чем для лесов, где мало древесных пород (чистые ельники, сосняки и т.д.).

Фитоценоз как система. Фитоценозы представляют собой сложные образования, которые можно рассматривать как своеобразные природные системы.

Они состоят из различных компонентов, в той или иной мере связанных друг с другом. Однако уровень организации таких систем довольно низок и связи между составными частями сравнительно слабые. Это можно доказать тем, что при исключении некоторых компонентов, например отдельных видов растений, система не разрушается.

В тех системах, где связи более тесные, исключение отдельных компонентов приводит к распаду системы как целого.

Вопросы по теме «Фитоценоз.

Его флористический состав и структура»:

1. Объект изучения фитоценологии и ее основные задачи.
2. Фитоценоз и его особенности.
3. Определение фитоценоза.

4. Флористический состав фитоценозов.
5. Состав жизненных форм.
6. Экологические группы растений.
7. Виды-доминанты и виды-эдификаторы.
8. Фитоценоотипы.
9. Ценоотические популяции видов.
10. Постоянство видового состава в фитоценозе.
11. Вертикальная структура фитоценоза.
12. Мозаичность фитоценоза.
13. Площадь выявления фитоценоза и фитоценоз как система.

ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ФИТОЦЕНОЗОВ

В данном разделе рассматриваются только естественные фитоценозы и при этом коренные, или климаксовые.

Устойчивость во времени. Одно из главнейших свойств естественных фитоценозов — способность самостоятельно поддерживать свое существование без всякого вмешательства человека. В лесах это происходило благодаря тому, что после гибели одних деревьев на их месте вырастали другие и лес как фитоценоз сохранялся на протяжении многих столетий. Самостоятельно, без помощи человека поддерживали свое существование в прошлом на протяжении длительного времени не только лесные, но и другие природные фитоценозы — степные, тундровые, болотные и т.д. Способность к восстановлению свойственна всем естественным растительным сообществам.

В современную эпоху далеко не все естественные фитоценозы сохранили способность самостоятельно поддерживать свое существование. Это объясняется тем, что в результате интенсивного воздействия человека на естественный растительный покров и окружающую среду резко изменились в неблагоприятную сторону условия существования растений.

В противоположность естественным фитоценозам сообщества культурных растений, созданные человеком, совершенно не обладают способностью к восстановлению.

Способность к восстановлению после нарушений. Если естественный фитоценоз подвергся какому-либо нарушению, он способен вновь вернуться к исходному состоянию, но при условии, что нарушение не слишком велико и оно больше не повторится. Так, в пригородных лесах, где бывает много отдыхающих, заметно изменяются травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы, страдают деревья и кустарники. Но если воздействие человека полностью прекратится, то лес может вернуться к исходному состоянию. Конечно, восстановление происходит не сразу, а на протяжении более или менее длительного

периода (не менее 10–15 лет). Точно так же восстанавливаются луговые, степные и пустынные фитоценозы, нарушенные чрезмерным выпасом скота. Но и в этом случае для полного восстановления растительности необходимо прекращение всякого воздействия на довольно продолжительное время.

Способность к восстановлению после уничтожения. Если естественный фитоценоз на каком-либо участке уничтожен, он может через определенное время вновь восстановиться. Так, после сплошной выруб-ки елового леса обычно восстанавливается лес прежнего состава, но такое восстановление, как правило, происходит через промежуточную стадию березняка. Для восстановления ельника необходимо, чтобы на вырубленную площадь в достаточном количестве попадали еловые семена с соседних участков леса.

На месте распаханной степи может впоследствии вновь восстано-виться первоначальная степная растительность, но восстановление возможно лишь в том случае, если поблизости есть целинная степь, являющаяся источником поступления семян степных растений.

Смена фитоценозов при изменении условий среды. Природные фито-ценозы обладают способностью реагировать на изменение условий местообитания (прежде всего – почвенных). Изменения такого рода бывают разнообразными: уменьшение влажности почвы какого-либо участка вследствие осушения, увеличение влажности на территории, примыкающей к вновь созданному водохранилищу, и т.д. При измене-нии условий местообитания происходит коренная перестройка фито-ценоза, меняются доминанты и видовой состав растений. В конечном счете один фитоценоз сменяется другим. Каждый фитоценоз может существовать лишь в определенных условиях среды, и если условия изменяются, то формируется новый фитоценоз (рис. 81).

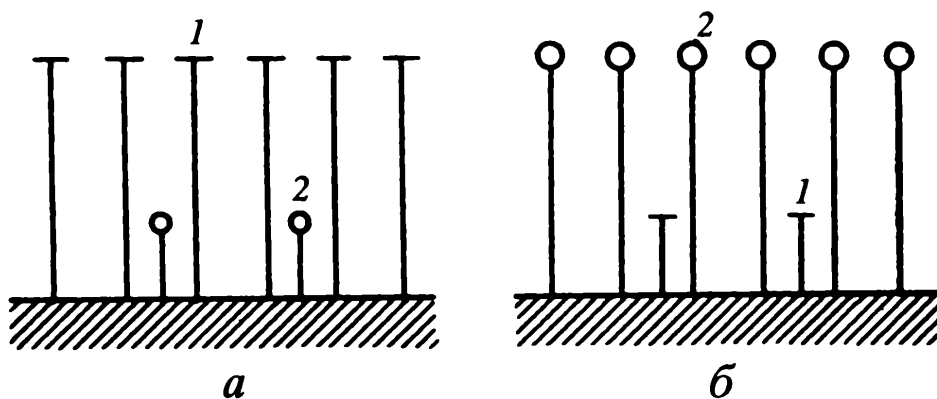


Рис. 81. Изменение фитоценоза вследствие осушения заболоченной территории (схема)

а – фитоценоз до осушения; б – фитоценоз после осушения. 1 – виды-гигрофиты; 2 – виды-мезофиты

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ ВО ВРЕМЕНИ

Фитоценозы непрерывно изменяются во времени. Различают следующие виды изменчивости фитоценозов: суточную, сезонную, многогодичную и возрастную.

Суточная изменчивость — это изменения фитоценоза в течение суток. Такая изменчивость выражается в том, что разные виды растений цветут в определенное время суток, у некоторых растений листочки сложного листа складываются на ночь (клевер, кислица) и т.д.

Сезонная изменчивость — это изменения фитоценоза, происходящие на протяжении года. Они обусловлены переменами условий существования растений от сезона к сезону (температура, влажность и др.). Сезонная изменчивость проявляется в изменении внешнего облика растительности и многих других особенностей фитоценоза (количественные соотношения между видами растений, структура, продуктивность и др.). Однако состав фитоценоза остается неизменным. Примером сезонной изменчивости может быть отмирание надземных органов некоторых травянистых растений осенью и отрастание их следующей весной.

Сезонная изменчивость фитоценозов наблюдается в тех районах земного шара, где условия жизни растений на протяжении года резко меняются. Там, где этого нет, сезонная изменчивость фитоценозов отсутствует (в дождевых тропических лесах).

Многогодичная изменчивость, или флуктуации, — это изменения фитоценоза от года к году. Они чаще всего связаны с тем, что условия существования растений в разные годы не одинаковы, причем иногда различаются в сильной степени (например, в некоторые годы выпадает много осадков, в другие — мало).

Многогодичная изменчивость фитоценозов хорошо выражена на пойменных лугах, заливаемых весной при разливе рек. На этих лугах в разные годы сильно разрастаются и становятся доминирующими то одни растения, то другие. Количественное соотношение разных видов растений год от года сильно меняется, хотя общий видовой состав остается неизменным. Многогодичные изменения в данном случае обусловлены тем, что отдельные годы сильно различаются между собой по продолжительности весеннего паводка. В годы с продолжительным паводком сильно разрастаются более влаголюбивые растения (например, лисохвост луговой), в годы с кратковременным паводком — менее влаголюбивые (например, клевер луговой).

Многогодичные изменения фитоценозов хорошо выражены и в степях. Здесь в некоторые годы очень обильно цветут ковыли и степь летом напоминает седое море, которое колыхается от ветра. В другие же годы ковыли цветут, напротив, довольно слабо и не дают сплошного

фона. Отмеченное явление объясняется тем, что в разные годы выпадает то больше, то меньше осадков. В условиях степи на фоне общего дефицита влаги это очень важно.

Если от года к году условия жизни растений меняются нерезко, то разногодичная изменчивость фитоценозов выражена слабо. Это имеет место, например, в таежных хвойных лесах, где растения всегда обеспечены влагой. Фитоценозы тайги от одного года к другому меняются сравнительно мало.

При разногодичных изменениях фитоценозов видовой состав растений остается прежним. Изменяются только господствующие растения, численность цветущих экземпляров и т.д. Происходят как бы колебания около определенного «среднего» уровня. Они не приводят к перестройке фитоценоза и смене его каким-либо другим.

Возрастная изменчивость наблюдается только в лесных фитоценозах, причем таких, где деревья более или менее сходны по возрасту (древостой бывает одновозрастным обычно тогда, когда лес сформировался на сплошной вырубке, пожарище, заброшенной пашне и т.д.). На протяжении жизни одного поколения деревьев, образующих древостой, происходят существенные изменения в нижних ярусах лесного фитоценоза — подлеске, травяно-кустарничковом ярусе, мохово-лишайниковом покрове. Это хорошо заметно, например, в еловых лесах таежной полосы. В молодом, очень густом ельнике из-за сильного затенения на почве не развиваются никакие растения. В ельнике более старшего возраста, где света под пологом становится больше, появляется сначала моховой покров, а затем отдельные травы и кустарнички. В старом ельнике обычно хорошо развит как моховой, так и травяно-кустарничковый покров (рис. 82). Возрастные изменения в нижних ярусах лесных фитоценозов обусловлены тем, что с возрастом леса увеличивается освещенность под пологом деревьев, ослабевают напряженность корневой конкуренции в почве за влагу и питательные вещества и т.д. Возрастные изменения происходят также

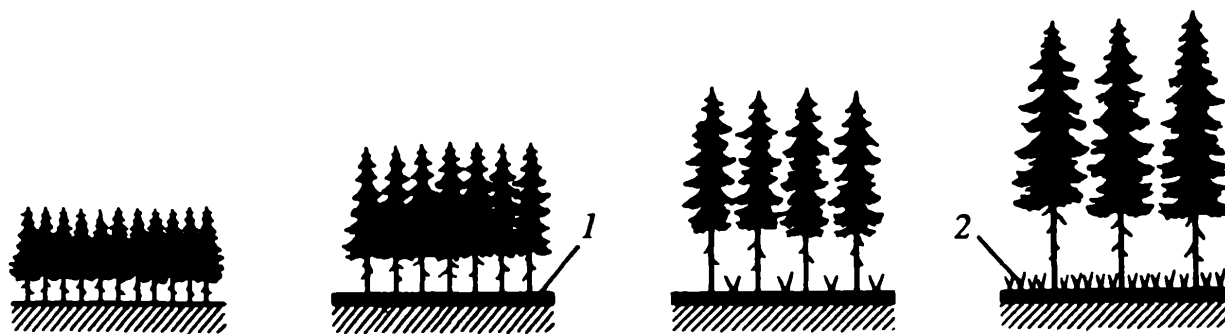


Рис. 82. Изменения лесного фитоценоза по мере увеличения возраста деревьев (на примере ельника) (схема)

1 — моховой покров; 2 — травянистые растения и кустарнички

и в древесном ярусе. По мере увеличения возраста деревьев они становятся крупнее, число их на единице площади уменьшается и т.д.

Возрастные изменения лесных фитоценозов обычно носят циклический характер. Достигнув старого возраста, древесный ярус распадается, отмирает. Образуется открытое пространство, на котором вновь начинает формироваться лесной фитоценоз. Он снова проходит в своем развитии различные возрастные стадии.

СУКЦЕССИИ (СМЕНЫ ФИТОЦЕНОЗОВ)

Сукцессиями называют необратимые изменения фитоценозов во времени, имеющие определенную направленность. В ходе сукцессии происходит последовательная смена одних сообществ другими. Различают два основных типа сукцессии: первичные и вторичные.

Первичные сукцессии — это процесс формирования фитоценоза на территории, где никогда не было растений (застывшая лава после извержения вулкана, откосы свежей выемки вдоль трассы железной дороги и т.д.). Такой тип сукцессии наблюдается на сравнительно небольших по площади участках земной поверхности. В ходе первичных сукцессий происходит поселение растений, их приживание, взаимодействие между собой и т.д. (рис. 83). Образуется растительный покров, сначала редкий, а затем все более и более сомкнутый. Формируются фитоценозы, которые сменяют друг друга. В ходе первичных сукцессий под воздействием растений изменяются условия местообитания (накапливается органическое вещество в выветривающейся материнской породе, изменяется рН субстрата, формируется почва и т.д.).

Первичная сукцессия начинается с того, что на обнаженную поверхность грунта попадают зачатки различных растений (семена, споры и др.). Чаще всего их приносит ветер. Из семян и спор вырастают

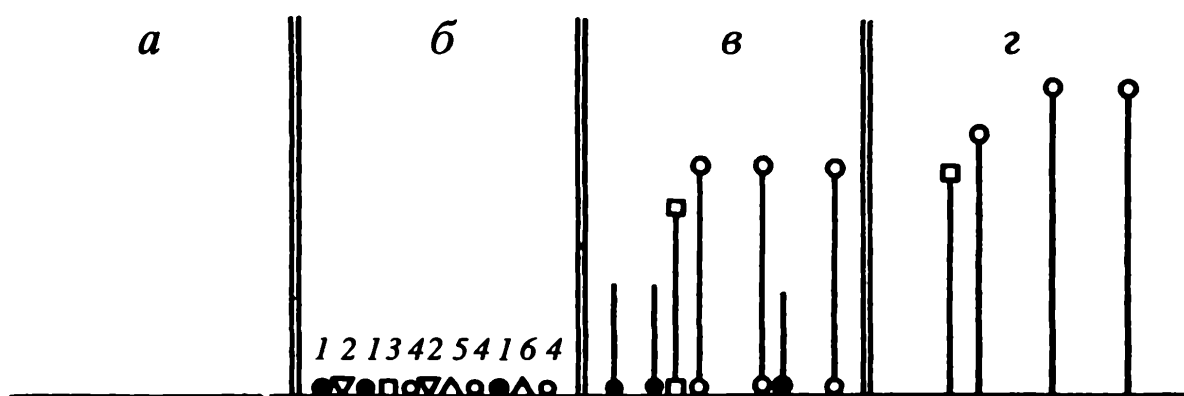


Рис. 83. Начальные стадии заселения растениями свободной площади (схема)

а — свободная от растений площадь; б — занос зачатков шести видов растений (1–6); в — прорастание зачатков и развитие из них растений; г — закрепление на площади двух видов растений (3, 4), они проходят полный цикл развития и образуют семена

молодые растения. Видовой состав первых поселенцев бывает различным, и какой-либо закономерности здесь заметить нельзя. Прорастают те семена и споры, которые случайно попали на рассматриваемую территорию. С течением времени часть молодых растений погибает, потому что для них непригодны условия местообитания (например, слишком сухая почва). Остаются только те виды, которые могут существовать в данных условиях среды. Растительный покров постепенно становится все более густым, растения начинают контактировать друг с другом. С этого времени вступает в силу фактор конкуренции. Одни виды оказываются более слабыми в конкурентной борьбе и погибают, другие, более сильные, выживают. В конце концов остаются лишь те виды, которые не только хорошо приспособлены к условиям местообитания, но и могут существовать совместно друг с другом. Именно они в конце концов и формируют фитоценоз со всеми его характерными особенностями.

Таков в самых общих чертах процесс формирования фитоценоза на первично обнаженном участке территории.

В разных климатических и почвенных условиях первичные сукцессии идут неодинаково, в результате чего формируются совершенно разные заключительные фитоценозы.

В разработку теории первичных сукцессии большой вклад внес американский фитоценолог Ф. Клементс. Согласно его представлениям, первичная сукцессия завершается образованием устойчивых, самовозобновляющихся растительных сообществ, которые почти не изменяются со временем. Эти сообщества Клементс назвал *климаксовыми*, или *климаксом*. Сообщества, предшествующие образованию климакса, получили название *серийных*. В ходе первичной сукцессии они последовательно сменяют друг друга, а совокупность таких сообществ составляет серию.

Клементс придавал решающее значение роли климата в формировании растительных сообществ. Он считал, что в пределах обширных, климатически однородных территорий образуется лишь один тип климакса (моноклимакс). Это положение нельзя считать правильным. В условиях одного и того же общего климата обычно существует несколько климаксов. Их разнообразие обусловлено тем, что разные участки климатически однородной территории различаются в отношении почвообразующих пород, гидрологических условий и т.д. В связи с этим возникло представление о поликлимаксе.

Вторичные сукцессии — это процесс формирования фитоценоза на территории, где был уничтожен естественный растительный покров (на лесных пожарищах, вырубках и т.д.). Сукцессии такого типа широко распространены, они наблюдаются на обширных территориях и протекают значительно быстрее, чем первичные.



Рис. 84. Вторичная сукцессия после сплошной вырубki ельника — смена ели березой и восстановление ели (схема)

1 — ель; 2 — травянистые растения вырубki; 3 — подрост березы; 4 — подрост ели; 5 — береза

Примером вторичной сукцессии может служить восстановление елового леса после сплошной вырубki (рис. 84). На месте вырубленного ельника сначала образуется березняк. Под его пологом вскоре поселяется еловый подрост (на открытом месте для него неблагоприятны условия среды). Затем молодые деревья ели постепенно растут и со временем вытесняют березу, которая не выносит затенения. В конце концов восстанавливается еловый лес исходного типа. В данном случае после вырубki елового леса в ходе вторичной сукцессии сначала образуется березняк и лишь затем ельник. Березняк представляет собой кратковременную, промежуточную стадию восстановления исходного типа леса. Такие фитоценозы называют вторичными, или производными. Ельник же является фитоценозом коренным (климаксовым). Таким образом, завершающей стадией вторичной сукцессии является коренной (климаксовый) фитоценоз.

Вторичные сукцессии происходят не только в лесных, но и в других фитоценозах. Так, в степной зоне на месте заброшенной пашни (на залежи) скоро поселяются разнообразные травянистые растения и образуются вторичные (производные) фитоценозы. Последние сменяют друг друга, и в конце концов восстанавливается степной фитоценоз коренного типа. Вторичная сукцессия завершается.

Различают коротко-производные и длительно-производные фитоценозы. Первые существуют относительно короткое время и скоро сменяются коренными сообществами (например, березняк с подростом ели, образовавшийся после вырубki елового леса и вновь сменяющийся ельником). Длительно-производные сообщества существуют неопределенно долгое время и не сменяются коренными типами (например, березняк в том случае, если нет поступления семян ели).

Таким образом, вторичная сукцессия не всегда завершается коренным фитоценозом. Если нет необходимых условий, в частности поступления семян растений, свойственных коренному фитоценозу, сукцессия останавливается на стадии длительно-производного сообщества. Примеры подобного рода можно привести для всех типов растительности.

Вопросы по теме «Основные свойства фитоценоза и изменчивость его во времени. Сукцессии»:

1. Устойчивость фитоценоза во времени.
2. Способность фитоценоза к восстановлению после нарушений и уничтожения.
3. Смена фитоценозов при изменении условий среды.
4. Основные виды изменчивости фитоценоза во времени.
5. Определение сукцессии.
6. Первичные сукцессии.
7. Теория первичных сукцессий Ф. Клементса.
8. Вторичные сукцессии.
9. Коротко-производные и длительно-производные растительные сообщества.

ВЛИЯНИЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА ФИТОЦЕНОЗЫ

Климатические и почвенные условия какой-либо территории в значительной мере определяют характер фитоценозов, которые здесь развиваются (видовой состав растений, состав доминантов и т.д.). Это особенно хорошо проявляется в ходе первичных сукцессий, заключительной стадией которых являются коренные (климаксовые) фитоценозы, в наибольшей мере соответствующие климатическим и почвенным условиям территории. Таким образом, среда определяет направление первичных сукцессий и их заключительную стадию, т.е. в конечном счете влияет на формирование фитоценозов.

Сформировавшиеся фитоценозы также испытывают на себе влияние окружающей среды, и оно очень разнообразно. Рассмотрим его на примере лесных фитоценозов. Для леса особенно опасно воздействие пожаров и ураганов. Существенное влияние оказывает также налипание больших масс снега на деревья, что приводит к их поломке и вывалу.

Пожары представляют собой естественный, природный фактор, который воздействовал на лесные фитоценозы на протяжении многих тысячелетий. Причиной пожаров были удары молнии. Огню подвержены преимущественно хвойные леса. Верховой пожар, когда в массе горят хвойные деревья, уничтожает все ярусы леса. Низовой пожар, во время которого горит только опавшая сухая хвоя на почве, вызывает существенные изменения в нижних ярусах лесного фитоценоза и в видовом составе хвойных деревьев, образующих лес. Сосна, стволы которой покрыты толстой корой, мало чувствительна к огню. Поэтому низовой пожар не причиняет ей особого вреда. Стволы ели покрыты тонкой корой, которая плохо защищает от огня. Ель сильно страдает от низовых пожаров, и большинство деревьев погибает.

Воздействие ураганов в особенно сильной степени сказывается на лесных фитоценозах, образованных хвойными деревьями. При этом одни деревья оказываются поваленными, а другие — сломанными. Ураган может причинить серьезный урон хвойному лесу на значительной площади. От урагана страдают не только хвойные, но и лиственные леса.

Налипание больших масс снега на деревья также оказывает существенное влияние на лесные фитоценозы. Хвойные деревья либо ломаются, либо оказываются поваленными целиком. Ель обычно страдает больше, чем сосна, так как на ее густую крону налипает особенно много снега.

ВЛИЯНИЕ ЖИВОТНЫХ НА ФИТОЦЕНОЗЫ

На фитоценозы оказывают существенное влияние разнообразные представители фауны — как позвоночные животные (млекопитающие, птицы), так и беспозвоночные (насекомые, черви и др.). Это влияние проявляется в очень различных формах, и масштабы его могут быть весьма значительными.

Влияние беспозвоночных животных особенно велико в лесных фитоценозах. Некоторые листогрызущие насекомые, если они появляются в большом количестве, сильно вредят лесу. Например, гусеницы бабочки сибирского шелкопряда в годы массового размножения способны уничтожить хвойные леса на огромной площади. Особенно страдают от сибирского шелкопряда темнохвойные леса (кедровые, пихтовые, еловые).

Большой вред лиственным лесам причиняют появляющиеся в массе гусеницы непарного шелкопряда и дубовой листовертки, объедающие листву на деревьях.

От насекомых страдает не только хвоя и листва деревьев, но и их плоды. Так, личинки некоторых насекомых (желудевой плодожорки, желудевого долгоносика) вызывают массовую гибель желудей дуба, поражая их на ранней стадии развития, когда они еще находятся на деревьях.

Заметное положительное влияние оказывают муравьи, в особенности на лесные фитоценозы. Они уничтожают большое количество насекомых-вредителей, распространяют семена некоторых травянистых растений (копытень, различные виды фиалок и др.).

Существуют и другие формы влияния насекомых на фитоценозы. Некоторые виды деятельности насекомых имеют широкие масштабы и вызывают существенные изменения фитоценозов вплоть до смены одних фитоценозов другими.

Из числа беспозвоночных животных очень большое, причем положительное, влияние оказывают дождевые черви, численность которых

в почве может быть чрезвычайно высокой (многие десятки на 1 м²). Черви перерабатывают мертвые растительные остатки, обогащают почву питательными веществами, улучшают ее структуру, рыхлят и проветривают почвенный слой и т.д. Особенно много дождевых червей в почвах широколиственных лесов (до 500 на 1 м²) и северных или луговых степей (свыше 100).

Воздействие на фитоценозы млекопитающих также достаточно велико и проявляется в различных формах. Степные фитоценозы на протяжении многих тысячелетий подвергались воздействию диких травоядных копытных животных, которые систематически уничтожали некоторую часть растительной массы. Этот вид воздействия животных, если их численность не слишком велика, является необходимым условием нормального развития степных фитоценозов. Степь, находящаяся сейчас в условиях абсолютной заповедности, постепенно перерождается, теряет свои характерные особенности (резко уменьшается роль ковылей, сильно разрастаются некоторые растения, чуждые степям).

Очень существенно влияние млекопитающих на лесные фитоценозы. Крупные животные (лось, олень), питающиеся надземными органами растений, причиняют лесным фитоценозам известный вред. Эти животные уничтожают подрост, объедают листву кустарников и т.д. Вредят лесным фитоценозам также и мелкие млекопитающие (мышевидные грызуны), которые уничтожают иногда огромное количество опавших на землю плодов и семян (в особенности желудей дуба). Из-за этого сильно затрудняется семенное размножение древесных пород.

Существенное влияние на фитоценозы оказывает роющая деятельность некоторых мелких млекопитающих (кроты, мыши, полевки и др.). Эти животные способствуют проникновению в почвенный слой воздуха и атмосферных осадков, что благоприятно для растений. Но в то же время они могут сильно повреждать сами растения, т.е. действуют как отрицательный фактор.

Влияние роющих животных на фитоценозы разнообразно. В местах их массового скопления растительный покров более или менее изреживается. На лугах деятельность кротов приводит к пятнистости растительного покрова, так как на поверхности луга постоянно появляются выбросы свежей земли, на которых поселяются растения. Благодаря этим выбросам растительный покров лугов становится мозаичным.

Иногда же деятельность землероев приводит к катастрофическим последствиям. Так, в степях Монголии полевки в годы их массового размножения так сильно перекапывают почву, что это вызывает отмирание характерных для степи дерновинных злаков (ковылей, типчака).

Наибольшее влияние на растительный покров землерои оказывают в южных степях и полупустыне.

Млекопитающие играют важную роль в распространении семян и плодов растений. Некоторые мелкие млекопитающие, например белки, делают запасы семян и плодов, но в процессе переноски в свои кладовые часть их теряют, что способствует расселению растений.

Роль птиц в жизни фитоценозов также значительна. Некоторые птицы питаются растительной пищей (почками деревьев, их нераспустившимися сережками, сочными плодами и т.д.). Уничтожение почек и сережек в известной мере вредит растениям. Однако поедание сочных плодов (бузина, крушина, рябина и т.д.) способствует распространению семян и приносит определенную пользу. Некоторые птицы, как и мелкие млекопитающие, играют роль разносчиков семян деревьев (например, сойка распространяет желуди дуба, кедровка – кедровые орешки и т.д.). Однако, поедая большое количество сухих плодов и семян (желудей дуба, кедровых орешков и др.), птицы в определенной мере затрудняют семенное размножение деревьев.

Приведенные примеры показывают, что значение фауны в жизни фитоценозов достаточно велико, а формы влияния весьма разнообразны. Представители животного мира играют по отношению к фитоценозам как положительную, так и отрицательную роль.

ВЛИЯНИЕ ЧЕЛОВЕКА НА ФИТОЦЕНОЗЫ

В современную эпоху природные фитоценозы испытывают сильное влияние со стороны человека. Его масштабы и интенсивность непрерывно возрастают. Деятельность человека в наши дни является одним из самых существенных факторов воздействия на растительный покров. Формы антропогенного влияния разнообразны: загрязнение атмосферы вредными выбросами, рекреация (использование территории для массового отдыха населения), вырубка лесов, выпас скота, сенокосение, осушение или подтопление территории, применение минеральных удобрений, гербицидов и т.д. Каждый из этих видов воздействия вызывает те или иные изменения в растительном покрове.

Загрязнение атмосферы в особенно сильной степени сказывается на лесных фитоценозах, прежде всего на хвойных лесах. Наиболее распространенным загрязнителем атмосферы является сернистый газ (диоксид серы). Это вещество оказывает отрицательное воздействие на растения даже в очень малых концентрациях (порядка миллионной доли).

Вследствие деятельности человека сернистый газ попадает в атмосферу Земли в огромных количествах. Его выбрасывают трубы многих заводов и фабрик, тепловых электростанций, различного рода котельных и т.д. Воздействие сернистого газа приводит к сильному угнетению деревьев, особенно хвойных, а нередко и к их отмиранию. В результате этого более ценные хвойные леса сменяются менее ценными

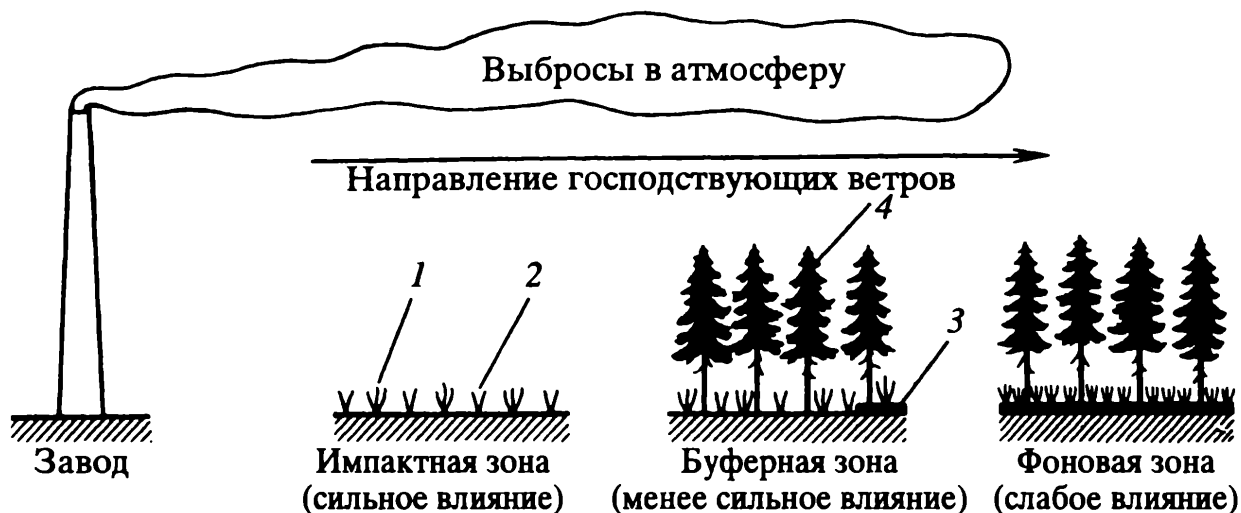


Рис. 85. Деградация лесных фитоценозов северной тайги под влиянием загрязнения атмосферы выбросами металлургического комбината (схематичный рисунок по данным Т.В. Черненьковой, 1985)

1 – кустарнички; 2 – злаки; 3 – моховой покров; 4 – хвойные деревья (ель, сосна)

мелколиственными (березняки и др.). Происходят изменения не только в древостое, но и в других ярусах леса (исчезает подрост древесных пород, многие виды лесных трав, кустарничков, мхов и лишайников). Чем больше концентрация в воздухе сернистого газа, тем быстрее деградируют лесные фитоценозы (рис. 85). Сернистый газ не только отравляет растения, но и резко ухудшает свойства почвы, сильно подкисляя ее (выпадают «кислотные дожди»).

Опасными загрязнителями атмосферы помимо сернистого газа служат также оксиды азота, аммиак, фенолы, магнезитовая пыль, сажа и т.д.

Влияние *рекреации* на фитоценозы очень существенно и также отрицательно. Пребывание большой массы людей на какой-либо территории вызывает сильное уплотнение почвы. Под влиянием уплотнения почвенный слой, особенно в самой верхней его части, сильно обедняется кислородом. Вследствие этого резко ухудшаются условия существования корней, что приводит к угнетению растений, а иногда и к их гибели. Кроме того, растения страдают от механических повреждений при вытаптывании (обламывание надземных побегов, повреждение почек на неглубоко залегающих в почве корневищах и т.д.). Одно из последствий рекреации – резкое сокращение численности, а иногда и полное исчезновение некоторых красиво цветущих растений, которые в большом количестве собирают для букетов.

Влияние рекреации сильно сказывается на лесных фитоценозах. Вследствие уплотнения почвы начинают усыхать деревья, от вытаптывания в сильной степени страдают растения нижних ярусов леса. Разные лесные растения неодинаково чувствительны к вытаптыванию. Особенно сильно повреждаются лишайники, развивающиеся на поч-

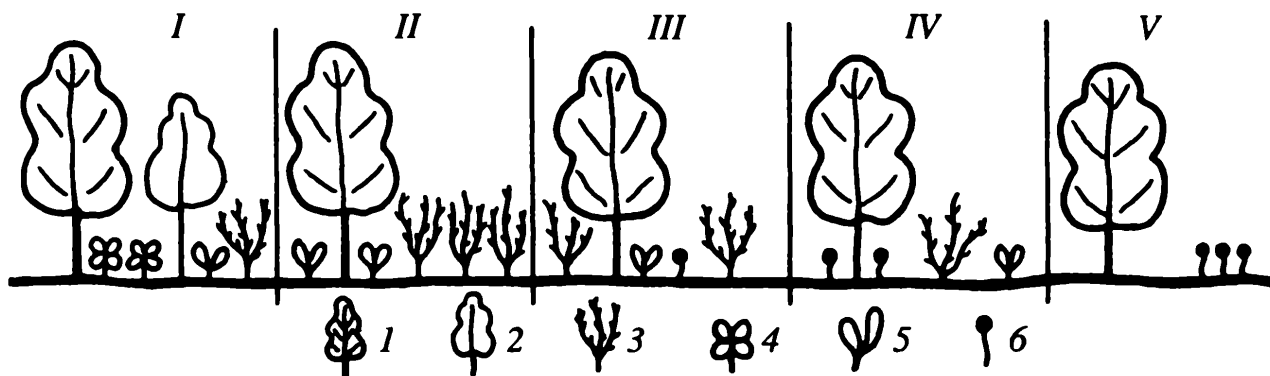


Рис. 86. Схема фаз (I–V) нарушенности пригородных дубрав (по: Р.А. Карписова, 1966)

I – коренные; II – малонарушенные; III – нарушенные; IV – сильнонарушенные; V – деградированные. 1 – дуб; 2 – липа, клен; 3 – подросток; 4 – дубравные эфемероиды; 5 – дубравное широколистное; 6 – луговые виды

ве, в несколько меньшей степени – мелкие лесные травы. Наиболее стойки кустарнички и зеленые лесные мхи.

Интенсивное и продолжительное использование леса как места отдыха большой массы людей приводит к деградации лесных фитоценозов, к смене многовидовых сложных растительных сообществ маловидовыми, простыми. Так, дубрава с различными видами деревьев, с хорошо развитым подростом и богатым травяным покровом под влиянием интенсивной рекреации сильно деградирует (рис. 86). Она превращается в редкий лес из усыхающих дубов с травяным покровом, в котором господствуют растения, не свойственные лесу, но хорошо переносящие вытаптывание (мятлик однолетний, горец птичий, подорожник большой и др.).

Вырубка лесов представляет собой одну из наиболее сильных форм воздействия человека на природные фитоценозы. В результате этого происходит смена лесного фитоценоза травяным, а затем лес вновь восстанавливается. Но он нередко совершенно иной, чем тот, который был до вырубки (например, на месте ельника обычно образуется березняк).

Лучше восстанавливается после вырубки лиственный лес, например дубовый (если он не очень старый). В этом случае быстро образуется поросль от пней деревьев и смены одного лесного фитоценоза другим не происходит. Стадия открытого безлесного пространства с травяным покровом очень непродолжительна.

Выпас скота также представляет собой одну из распространенных форм антропогенного воздействия. Если выпас умеренный, соответствующий установленным нормам, то он не причиняет серьезного вреда фитоценозам. Существуют определенные нормы выпаса домашних животных. Они не одинаковы для разных видов животных и разных типов фитоценозов. Чрезмерный выпас приводит к отрицательным

последствиям. Растения, более ценные в кормовом отношении, исчезают, а их место занимают менее ценные либо вовсе не поедаемые скотом.

Вопросы по теме «Влияние окружающей среды, животного мира и человека на фитоценозы»:

1. Влияние окружающей среды на фитоценозы (пожары, ураганы и др.).
2. Влияние беспозвоночных животных на фитоценозы.
3. Воздействие млекопитающих на фитоценозы.
4. Роль птиц в жизни фитоценозов.
5. Влияние человека на фитоценозы (загрязнение атмосферы, рекреация, рубка лесов, выпас скота).

КЛАССИФИКАЦИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ

Принципы классификации фитоценозов. Среди множества фитоценозов, образующих растительный покров какой-либо местности, можно найти такие, которые сходны между собой. Так, на обширном пространстве пойменного луга могут встретиться участки, где господствует осока пузырчатая. Эти участки сходны по растительному покрову и заняты фитоценозами одного и того же типа.

При классификации фитоценозов сходные сообщества объединяют в группы, которые представляют собой классификационные единицы — *синтаксоны* различного ранга.

Низшая единица классификации — *ассоциация*. Это совокупность фитоценозов, имеющих более или менее одинаковый внешний облик, сходный флористический состав и одни и те же доминирующие виды. Например, в одну ассоциацию объединяют все участки соснового леса, где на почве господствует брусника (рис. 87). Название такой ассоциации — *сосняк брусничный*, или *сосняк-брусничник*. Для объединения в одну ассоциацию необходимо, чтобы в разных фитоценозах были одинаковые доминирующие растения в соответствующих ярусах (в нашем примере сосна в древесном ярусе и брусника в травяно-кустарничковом покрове).

Сходные ассоциации объединяют в группу ассоциаций. Так, *сосняки брусничные* с хорошо развитым моховым покровом и *сосняки черничные* и *кисличные* с таким же покровом образуют группу ассоциаций *сосняки зеленомоховые*, или *сосняки-зеленомошники*.

Сходные группы ассоциаций объединяют в классы ассоциаций, а последние — в формации. *Формация* — это совокупность ассоциаций, у которых в верхнем ярусе доминирует один и тот же вид растения. Так, все лесные ассоциации, где в древесном ярусе господствует сосна

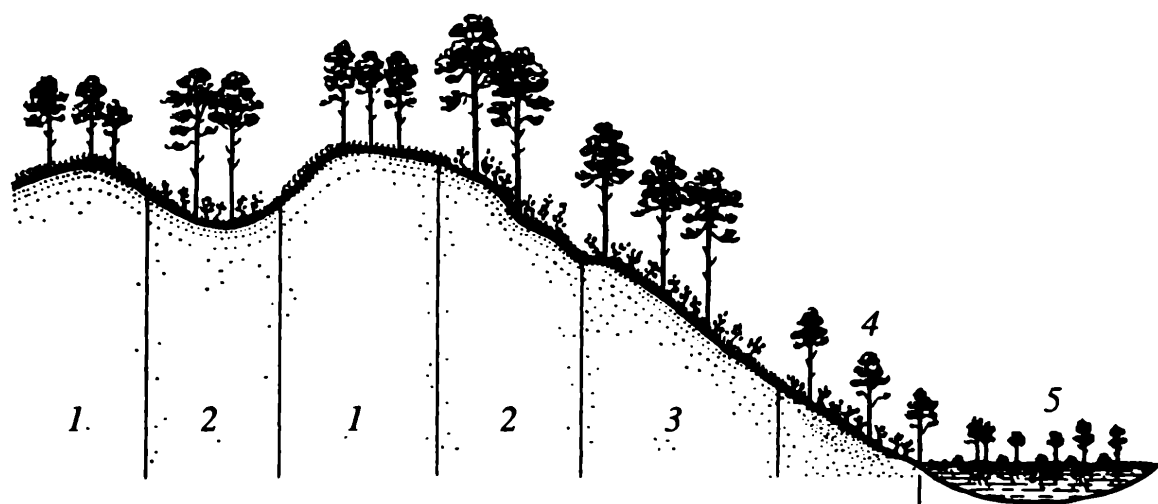


Рис. 87. Участки различных ассоциаций соснового леса на геоморфологическом профиле

1 — сосняк лишайниковый; 2 — сосняк брусничны́; 3 — сосняк черничный; 4 — сосняк долгомошник; 5 — сфагновое болото с сосной

обыкновенная, образуют формацию сосняков. Другими примерами формаций могут быть ельники, дубняки, березняки и т.д. Формации выделяют также при классификации травяных фитоценозов. Например, на лугах различают формации костра безостого, овсяницы луговой и т.д.

Существуют еще более крупные, чем формации, единицы классификации фитоценозов (группа формаций, класс формаций и т.д.). Но мы здесь на них не останавливаемся. Главнейшими, основными единицами следует считать ассоциацию и формацию.

При выделении всех перечисленных выше единиц классификации за основу берут доминирующие растения. Это классификация на доминантном принципе. Однако такой подход не всегда применим, так как есть немало фитоценозов, где нельзя выделить доминирующие растения.

Составление названий ассоциаций и формаций. При классификации, базирующейся на доминирующих видах, названия ассоциаций даются двумя способами. Один из них заключается в том, что перечисляют названия доминирующих растений каждого яруса фитоценоза начиная с самого верхнего яруса. При этом доминанты разных ярусов разделяют знаком тире, а доминанты одного и того же яруса соединяют знаком плюс. При такой системе название ассоциации может выглядеть так:

сосна обыкновенная + ель европейская — брусника + черника — мох плеуроциум.

Другой способ наименования ассоциаций несколько напоминает принцип, по которому дают названия рода и вида в систематике

растений. Так, если в древесном ярусе леса господствует ель, а в травяно-кустарничковом покрове — кислица, то ассоциацию называют ельник кисличный. В том случае, когда в древостое присутствуют ель и сосна, но сосны явно больше, чем ели, это записывают как елово-сосняк (название господствующего растения ставят в конце). Более сложное название подобного рода может выглядеть так: елово-сосняк бруснично-черничный.

Если пользоваться латинскими наименованиями растений, название ассоциации будет иметь такой вид:

Pinus sylvestris + *Picea abies* — *Vaccinium vitis-idaea* + *Vaccinium myrtillus* — *Pleurozium schreberi*.

Примером названия по другому способу может быть *Piceetum vacciniosum* (ельник брусничный). Это название образуется из слов *Picea* (ель) и *Vaccinium* (название рода, к которому относится брусника). У первого слова отбрасывают окончание *-a* и добавляют *-etum*. У второго слова также отбрасывают окончание *-um* и добавляют *-osum*. В более сложном случае название ассоциации, записанное по данному способу, выглядит так: *Piceeto-Pinetum vaccinioso-myrtillosum* (елово-сосняк бруснично-черничный). При этом к корню слова *Picea* добавляют *-eto*, а к корню слова *Vaccinium* — *-oso*.

Формации называют по господствующему растению верхнего яруса фитоценозов — сосняки, ельники, березняки и т.д. По-латыни эти названия записывают таким образом: *Pineta*, *Piceeta*, *Betuleta* (к корням родовых названий *Pinus*, *Picea*, *Betula* добавляют окончание *-eta*). Иногда употребляют другие названия: формация сосны обыкновенной, формация костра безостого, формация осоки пузырчатой и т.д. Если записывать растения по-латыни, это будет формация *Pinus sylvestris*, формация *Bromus inermis*, формация *Carex vesicaria*.

При классификации фитоценозов соблюдают строгое иерархическое соподчинение синтаксонов различного ранга. Единицы более высокого ранга (например, формации) подразделяют на единицы более низкого ранга (классы ассоциаций), а последние — на единицы еще более низкого ранга (группы ассоциаций) и т.д. Соподчиненность синтаксонов является обязательным элементом классификации фитоценозов.

Классификация фитоценозов по методу Ж. Браун-Бланке (1918). Существуют классификации фитоценозов, где за основу не берут доминирующие растения. Наиболее распространена во всем мире классификация такого рода, разработанная французским фитоценологом Ж. Браун-Бланке. Она основана на присутствии в фитоценозах определенных видов растений, которые называют *характерными*. Если в

различных фитоценозах встречаются одинаковые характерные виды, эти фитоценозы относят к одной и той же классификационной единице. Низшей единицей является ассоциация, далее идут союз, порядок, класс. Названия всех этих единиц даются только по-латыни. В их основе обычно лежат латинские названия каких-либо растений (например, *Fraxinus*, *Fagus*, *Quercus* и т.д.). Классификационные единицы разного уровня различаются по окончаниям слов. Так, название ассоциации имеет окончание *-etum* (например, *Fraxinetum*), союза *-ion* (например, *Fagion*), порядка *-etalia* (например, *Fagetalia*), класса *-etea* (например, *Quercetea*).

Чтобы дать более конкретное представление о классификации по Ж.Браун-Бланке и соподчинении выделенных единиц, приведем один пример.

При классификации лесной растительности исследователи в числе ряда ассоциаций выделяют ассоциацию *Dicrano-Pinetum*. Название этой ассоциации происходит от слов *Dicranum* (латинское название одного из родов зеленых мхов) и *Pinus* (латинское название рода сосны). Для этой ассоциации характерными видами растений являются мох дикранум многореснитчатый (*Dicranum polysetum*), зимовник зонтичный (*Chimaphila umbellata*), плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*) и некоторые другие. Данная ассоциация входит в союз *Pinion*, для которого характерны толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*), гудайера ползучая (*Goodyera repens*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), грушанка зеленоцветковая (*Pyrola chlorantha*). Рассматриваемый союз входит в порядок *Pinetalia*, а тот в свою очередь — в класс *Vaccinio-Piceetea*.

Следует подчеркнуть, что названия ассоциаций, союзов и других синтаксонов в системе Браун-Бланке являются чисто условными обозначениями (нечто вроде ярлыка или этикетки). По ним далеко не всегда можно представить себе то конкретное растительное сообщество, о котором идет речь, поскольку в название сообщества могут не входить даже доминирующие растения.

Классификация фитоценозов необходима при составлении карт растительности различных территорий. Прежде чем составить такую карту, сначала разрабатывают классификацию фитоценозов, встречающихся в том районе, где проводится работа.

Карты растительности (геоботанические карты) широко используют для различных целей (например, для оценки растительных ресурсов и планирования хозяйственных мероприятий и т.д.). На их основе создаются карты геоботанического районирования.

ОРДИНАЦИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ

Ординацией называют размещение фитоценозов в двух-, трех- или многомерной системе координат, осями которой являются градиенты тех или иных экологических факторов. Так, можно провести ординацию по фактору увлажнения почвы. В этом случае получится ряд сообществ, где каждое займет соответствующее место в зависимости от условий увлажнения, в которых оно развивается, причем крайнее из них будет соответствовать наиболее влажным почвам, а противоположное — наиболее сухим.

Ординацию можно проводить по разным факторам среды, например по степени богатства почвы элементами минерального питания, по степени засоленности почвы и т.д.

Одной из первых попыток ординации фитоценозов было создание системы эколого-фитоценологических рядов различных ассоциаций сосновых и еловых лесов. Эта схема была разработана В.Н. Сукачевым. Рассмотрим ее для сосновых лесов (рис. 88). В центре располагается сосняк кисличный, занимающий «среднее» положение в отношении богатства и влажности почвы. От этой центральной ассоциации влево идет ряд В (по возрастанию застойного увлажнения). Он включает сначала сосняк черничный, затем сосняк с покровом кукушкина льна (долгомошник) и, наконец, сосняк сфагновый. Другой ряд, А (по возрастанию сухости почвы), также начинается от сосняка кисличного. Здесь последовательно располагаются сначала сосняк брусничный, а затем сосняк лишайниковый. Третий ряд, С (по возрастанию богатст-

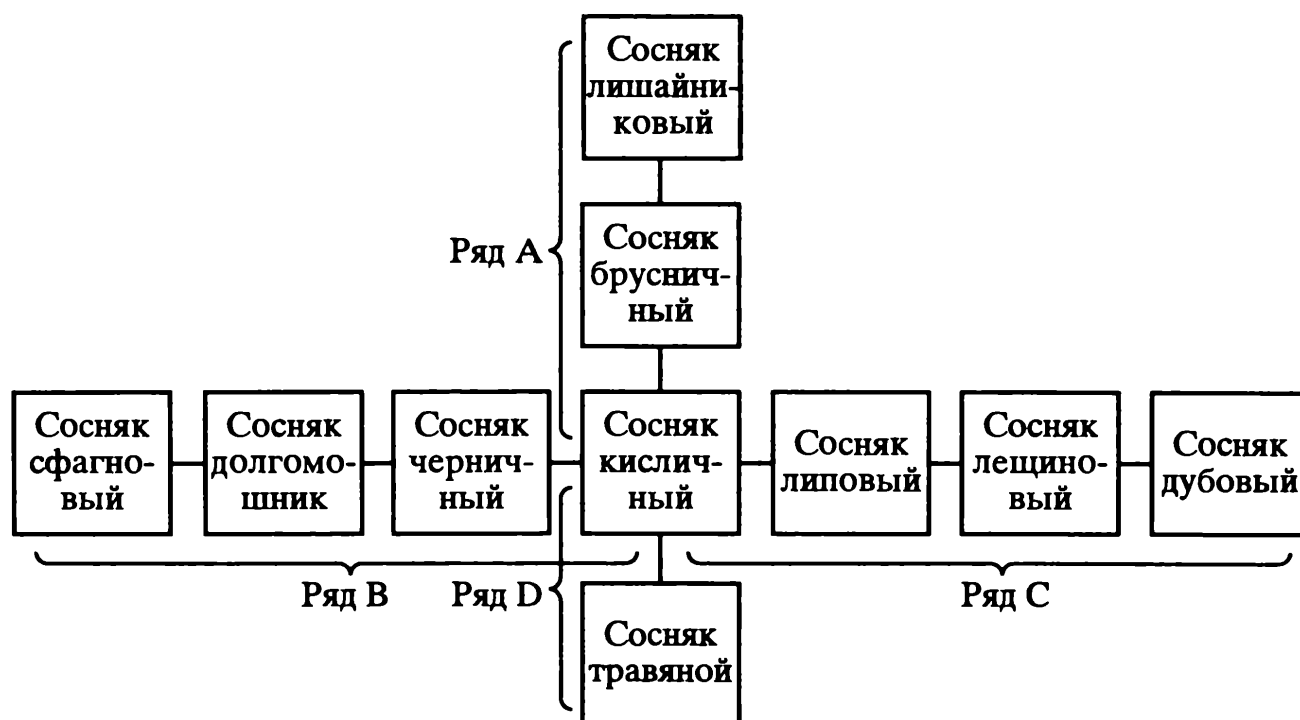


Рис. 88. Система эколого-фитоценологических рядов типов сосновых лесов (по: В.Н. Сукачев, 1937)

ва почвы), берет начало от сосняка кисличного, включает сосняк с липой, затем сосняк с лещиной и, наконец, сосняк с дубом. Четвертый ряд, D (по возрастанию проточного увлажнения), как и все другие, начинается с сосняка кисличного и включает сосняк травяной.

По аналогичным принципам В.Н. Сукачевым была создана схема ординации для еловых лесов (она здесь не рассматривается).

Ординация фитоценозов существенно отличается от их классификации. При ординации фитоценозы располагают в ряд в определенной последовательности в соответствии с постепенным изменением какого-либо фактора среды (влажности почвы, ее богатства и т.д.). При классификации фитоценозы объединяют в группы на основании сходства в признаках самой растительности, причем эти группы образуют систему, характеризующуюся соподчинением единиц различного ранга.

НЕПРЕРЫВНОСТЬ И ДИСКРЕТНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Растительный покров представляет собой сложную мозаику отдельных фитоценозов. Обычно они нерезко отграничены друг от друга, и между двумя фитоценозами есть более или менее выраженная переходная полоса. Отсутствие резких границ между соседними фитоценозами объясняется разными причинами. Одна из главных — то, что условия среды (прежде всего почвенные) при переходе от одного местообитания к другому изменяются более или менее постепенно.

Резкие границы между фитоценозами наблюдаются в том случае, когда условия среды изменяются резко, внезапно. Например, на пойменном лугу влажные западины с фитоценозами крупных осок четко отграничены от окружающих злаково-разнотравных фитоценозов, развивающихся на менее влажных почвах. Это объясняется быстрой сменой условий увлажнения.

Несмотря на то что во многих случаях отсутствуют резкие границы между фитоценозами, каждый из них существует как отдельное растительное сообщество и занимает ту или иную территорию. Во всех этих случаях имеет место более или менее выраженная прерывистость растительного покрова, его дискретность.

Однако нередко в растительном покрове один фитоценоз очень плавно переходит в другой и образуется непрерывный ряд фитоценозов, между которыми нельзя провести какие-либо границы. В природе на местности, по сути дела, сменяются различные комбинации совместно произрастающих видов, а не фитоценозы в их «классическом» понимании. В этом случае имеет место непрерывность растительного покрова, или континуум. Именно такой континуум можно наблюдать в широколиственных лесах, на пойменных лугах и т.д.

Таким образом, в растительном покрове существует как непрерывность, так и дискретность (можно наблюдать как континуум, так и чередующиеся между собой отдельные фитоценозы). Растительный покров в целом представляет собой сложное сочетание непрерывности и дискретности. В разных случаях преобладает либо то, либо другое.

Представление о непрерывности растительного покрова было впервые выдвинуто в 1910 г. Л.Г. Раменским, а позднее независимо от него Р.Х. Уиттекером (1956 г.).

Вопросы по теме «Классификация и ординация фитоценозов. Непрерывность и дискретность фитоценозов»:

1. Классификация фитоценозов и ее основные классификационные единицы.
2. Ассоциация и составление ее названия по доминантам.
3. Формация и составление ее названия.
4. Классификация фитоценозов по методу Ж. Браун-Бланке.
5. Значение классификации фитоценозов.
6. Ординация фитоценозов.
7. Схемы эколого-фитоценологических рядов различных ассоциаций сосновых и еловых лесов по В.Н. Сукачеву.
8. Отличие ординации от классификации.
9. Непрерывность и дискретность растительного покрова.

ФИТОЦЕНОЗ КАК КОМПОНЕНТ БИОГЕОЦЕНОЗА

Фитоценоз, как мы уже говорили, представляет собой сложную систему, в состав которой входят многие виды растений. Эта система, в свою очередь, является составной частью еще более сложной природной системы — *биогеоценоза*. Термин «биогеоценоз» предложил В.Н. Сукачев в 1942 г. Согласно последнему определению, которое было дано В.Н. Сукачевым в 1964 г., биогеоценоз есть *«совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействия этих составляющих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией между собой и явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое единство, находящееся в постоянном развитии и движении»*.

Компоненты биогеоценоза и их взаимодействие. Одна из важнейших составных частей биогеоценоза — *биоценоз*, т.е. совокупность живых организмов. Сюда входят растения, образующие *фитоценоз*, животные, образующие *зооценоз*, и микроорганизмы, образующие *микробоценоз*. Другой важнейшей частью является совокупность компонентов

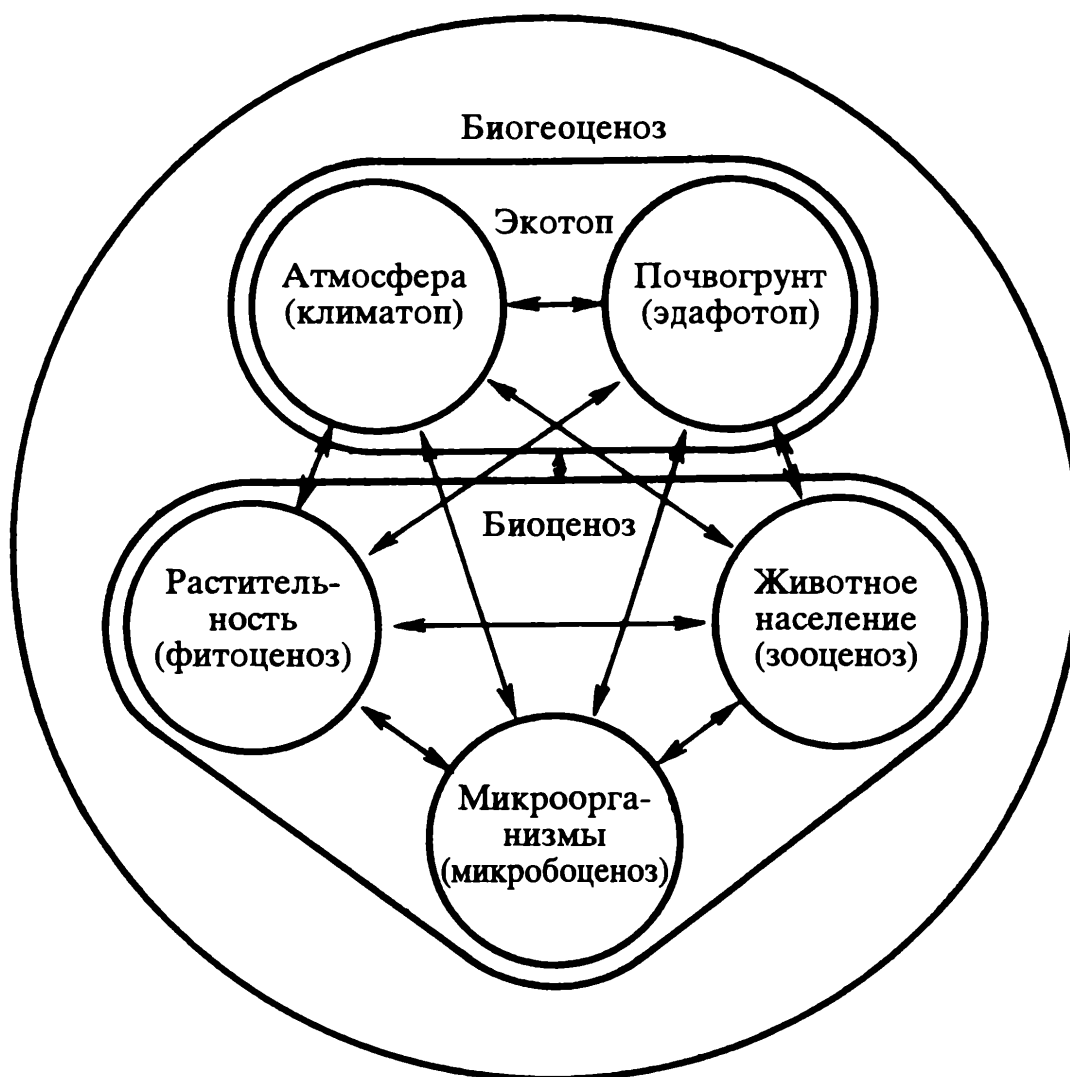


Рис. 89. Схема взаимодействий компонентов биогеоценоза (по: В.Н. Сукачев, 1967)

окружающей среды — *эко́топ*. Сюда включают почвенно-грунтовые условия, или *эдафотоп*, и атмосферу, или *климатоп*. Таким образом, в состав биогеоценоза входят элементы как живой, так и неживой природы. Все компоненты биогеоценоза взаимодействуют друг с другом. Между ними происходит непрерывный обмен веществами, они осуществляют преобразование энергии, поступающей в биогеоценоз извне (рис. 89).

В биогеоценозе происходит круговорот органического вещества (создание его автотрофными зелеными растениями и разрушение гетеротрофными организмами — грибами, бактериями и др.).

Зеленые автотрофные растения, которые создают первичную органическую массу, называют *продуцентами*. Их продукция потребляется растительоядными живыми существами, которых называют *консументами первого порядка* (например, различные насекомые). Эти потребители могут в свою очередь стать пищей мелким хищникам, которые являются *консументами второго порядка* (птицы, поедающие насекомых). Последние могут стать пищей более крупным хищникам — *консументам третьего порядка* (крупные хищные птицы, поедающие

более мелких). Мертвое органическое вещество (растительные остатки, трупы животных, их экскременты и т.д.) подвергается разложению грибами и микроорганизмами, которых называют *редуцентами*. Они разлагают сложные органические соединения до простых минеральных (вода, углекислый газ, минеральные соли и др.). Таким образом, *круговорот органического вещества в биогеоценозе осуществляется благодаря совместной деятельности продуцентов, консументов различного порядка и редуцентов*.

В биогеоценозах происходит также круговорот воды, углерода, азота, фосфора, серы и других химических элементов. Осуществляются сложные преобразования солнечной энергии. Часть ее расходуется на фотосинтез, часть — на испарение воды растениями (транспирацию), часть отражается и т.д. Энергия, накопленная в зеленых растениях, передается затем другим живым компонентам биогеоценоза.

Консорции как элементы биогеоценоза. *Консорцией* (авторы этого понятия — зоолог В.Н. Беклемишев и геоботаник Л.Г. Раменский) называют ценотическую популяцию свободноживущего автотрофного зеленого растения вместе со всеми связанными с ним популяциями других организмов (животные, бактерии, грибы и т.п.). Эту популяцию зеленого растения называют *ядром*, или *детерминантом консорции*, остальные организмы — *консортами*. Так, в лесном биогеоценозе ядром консорции может быть ель, консортами — различные насекомые, питающиеся за счет ели, грибы, паразитирующие на ели, птицы, гнездящиеся на ней, и т.д. Взаимосвязи между организмами в пределах консорции чрезвычайно разнообразны. В одних случаях консорты связаны с автотрофным растением непосредственно (прямо), в других — опосредованно (косвенно), через других консортов; в одних случаях детерминант консорции является для консорта источником вещества и энергии (наблюдаются так называемые *трофические* связи), в другом случае она используется как местообитание (*топические* связи), в ряде случаев имеют место смешанные связи.

Число видов организмов, образующих консорцию, очень велико. В качестве консортов выступают позвоночные и беспозвоночные животные, грибы, бактерии, актиномицеты, простейшие и т.д.

Роль фитоценоза в биогеоценозе. Фитоценоз играет в биогеоценозе ведущую и определяющую роль. Зеленые растения — единственный блок биогеоценоза, способный создавать органические вещества из минеральных, и масштабы этой созидательной деятельности огромны. Биомасса зеленых растений в биогеоценозе во много раз превосходит биомассу всех остальных живых организмов вместе взятых. Например, на одном гектаре леса воздушно-сухая биомасса зеленых растений (деревьев, кустарников и др.) составляет сотни тонн, а всех других организмов — не более 1–2 т.

Растения и их остатки служат пищей для многих живых компонентов биogeоценоза, обеспечивают возможность их существования. Растительное сообщество в значительной мере определяет видовой состав фауны и микроорганизмов, населяющих биogeоценоз. Например, видовой состав птиц в хвойном лесу совершенно иной, чем в лиственном.

Фитоценоз преобразует окружающую среду в гораздо большей степени, чем любые другие живые компоненты биogeоценоза. Он создает особый фитоклимат, более или менее отличающийся от условий на открытом месте.

Под воздействием растений, образующих фитоценоз, формируются многие особенности и свойства почвы (почвенные генетические горизонты, структура и т.д.). Растения играют очень важную роль в создании определенного питательного режима почвы.

Роль фитоценоза исключительно велика еще и потому, что зеленые растения выделяют кислород, необходимый для дыхания всех живых организмов в биogeоценозе. Территориальные границы конкретного биogeоценоза проводят по границам фитоценоза, поскольку он является основным, ведущим компонентом.

Вопросы по теме «Фитоценоз — составная часть биogeоценоза»:

1. Фитоценоз — составная часть биogeоценоза.
2. Определение биogeоценоза по В.Н. Сукачеву.
3. Основные компоненты биogeоценоза и их взаимодействие.
4. Круговорот органического вещества, воды, углерода, азота и др. в биogeоценозе.
5. Определение консорции.
6. Ведущая роль фитоценоза в биogeоценозе.

Глава 7

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ

Растительный покров нашей страны чрезвычайно разнообразен — от тундр на севере до пустынь и субтропиков на юге. Он представляет собой сложную совокупность многих растительных сообществ. Каждое из них развивается в определенных климатических и почвенных условиях и является отражением этих условий. Остановимся сначала на главнейших закономерностях, касающихся растительного покрова.

В этой главе рассматриваются основы ботанической географии. Для иллюстрации основных ботанико-географических закономерностей

растительного покрова необходима достаточно обширная территория. Нами в качестве примера взята территория бывшего Советского Союза.

ЗОНАЛЬНОСТЬ И ВЫСОТНАЯ ПОЯСНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Одна из самых общих закономерностей территориального размещения растительных сообществ — зональность растительности. На территории России и сопредельных государств она хорошо прослеживается (рис. 90). Выделяют следующие основные зоны: зону тундр, лесную зону, степную зону, зону пустынь. Между отдельными зонами нет резких границ, переход одной в другую происходит постепенно. Так, между зоной тундр и лесной зоной есть переходная полоса лесотундры, между лесной и степной зонами — полоса лесостепи и т.д. Все эти переходные полосы входят в состав той или иной зоны в качестве подзон (например, лесотундра относится к зоне тундр).

Смена растительных зон в направлении с севера на юг обусловлена в первую очередь изменениями климата в том же направлении. Как известно, при переходе от северных районов к южным холодный и влажный климат становится все более и более теплым и сухим. Его изменение в пространстве происходит очень плавно, постепенно.

Каждая растительная зона характеризуется определенным типом климата. Например, для зоны тундр характерны отрицательные среднегодовые температуры, небольшое количество выпадающих осадков, слабая испаряемость, что вызывает повышенную влажность и т.д.

Растительные зоны особенно хорошо выражены на обширных равнинных территориях, например, в европейской части России и сопредельных государств. Здесь зоны имеют вид более или менее широких полос, вытянутых в западно-восточном направлении. На территориях, где есть горные поднятия, зоны имеют неправильные очертания.

В растительном покрове гор, если они достаточно высокие, обнаруживается другая закономерность территориального размещения растительных сообществ — *высотная поясность*. В направлении от подножий гор к их вершинам последовательно сменяются различные высотные пояса растительности. Их смена в горах объясняется теми же причинами, что и смена растительных зон на равнинах. Решающее значение в том и другом случае имеет изменение климатических условий. При подъеме от подножий гор к их вершинам климат становится все более и более холодным, изменяются условия увлажнения и т.д. Все это в сильной степени отражается на растительном покрове. Наблюдается некоторое сходство в последовательности чередования растительных зон на равнинах и высотных поясов растительности в горах.

Однако полной аналогии в этом отношении между зонами на равнинах и высотными поясами в горах нет.

Зоны и пояса существенно различаются в отношении своей ширины: первые значительно шире. Это объясняется тем, что на равнинах климат изменяется в пространстве значительно медленнее, чем в горах.

ЗОНЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ

Различные растительные зоны соответствуют определенным климатическим условиям. Среди климатических показателей важнейшее значение имеют прежде всего общее количество тепла, количество выпадающих осадков и величина испарения. Соотношение между осадками и испарением характеризует условия увлажнения. Если испарение значительно превышает количество осадков, растения испытывают острый недостаток влаги. В случае явного превышения осадков над испарением создается избыточное увлажнение. Сама по себе сумма осадков, отдельно взятая, недостаточна для суждения об обеспеченности растений влагой.

На территории европейской части России и сопредельных государств главные климатические показатели в направлении от севера к югу, т.е. от зоны тундр к зоне пустынь, изменяются следующим образом (рис. 91). Количество тепла к югу закономерно возрастает, как и величина испарения (испарение усиливается по мере повышения температуры).

Что касается суммы осадков, то в направлении от севера к югу она сначала возрастает, а затем, напротив, убывает. На севере, в тундре осадков выпадает немного, далее к югу, в лесной зоне, все больше и больше, но затем в степях и пустынях количество осадков вновь уменьшается. Особенно мало осадков выпадает в пустынях.

Обратимся теперь к главным особенностям климата разных растительных зон.

Зона тундр характеризуется тем, что сумма осадков больше, чем испарение. Следовательно, растения развиваются в условиях повышенного увлажнения. Осадков выпадает сравнительно немного, но испарение из-за низких температур еще меньше.

В лесной зоне, за исключением крайней южной части, так же как и в тундре, наблюдается превышение осадков над испарением. Только на юге лесной зоны сумма осадков становится равной испарению.

В степной зоне и зоне пустынь величина испарения больше, чем сумма осадков, вследствие чего возникает дефицит влаги для растений. В направлении к югу дефицит влаги возрастает. Особенно велик он в пустынях.

Таковы в самых общих чертах изменения климатических условий при переходе от тундровой зоны к зоне пустынь на территории

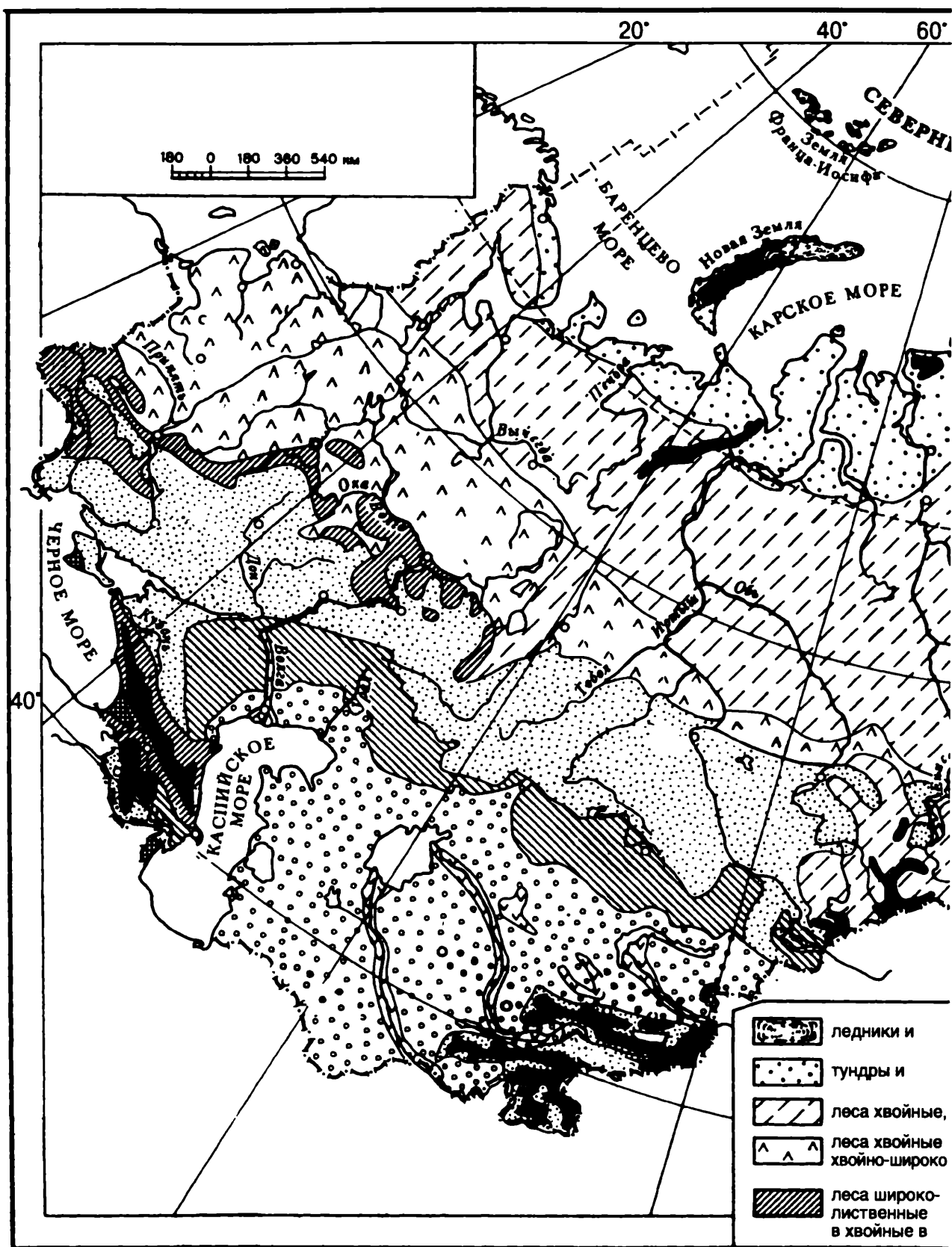


Рис. 90. Карта растительности России и сопредельных государств

европейской части России и сопредельных государств. Именно эти изменения и служат главной причиной смены одной растительной зоны другой.



Следует добавить, что каждой зоне соответствуют свои особые типы почв. Так, в тундре распространены по преимуществу тундрово-глеевые почвы. Для лесной зоны характерны глеево-подзолистые,



Рис. 91. Изменение климатических показателей, растительности и почв на профиле от тундр до пустынь (по: В. Лархер, 1978)

Заливкой показан гумусовый горизонт почвы

подзолистые, дерново-подзолистые и серые лесные почвы. В степной зоне господствуют различные варианты черноземов и каштановых почв. В зоне пустынь наиболее распространены серо-бурые пустынные почвы.

ЗОНАЛЬНАЯ, ИНТРАЗОНАЛЬНАЯ, АЗОНАЛЬНАЯ И ЭКСТРАЗОНАЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

В естественном растительном покрове различают зональную, интразональную и экстразональную растительность. *Зональная растительность* занимает плакоры — хорошо дренированные водораздельные пространства с почвами среднего механического состава (суглинистыми или супесчаными). Такую растительность называют иногда климатически обусловленной, так как ее основные особенности определяются характером местного климата (прежде всего количеством тепла и влаги). Зональная растительность служит основой для выделения растительных зон (например, лес — для выделения лесной зоны). *Зоной принято называть более или менее обширную широтную полосу, где на водоразделах господствуют сообщества, относящиеся к одному и тому же типу растительности.*

Интразональной растительностью называют такую, которая развивается в особых, не типичных для данной зоны условиях среды (на-

пример, на сильно увлажненных почвах) и в то же время нигде не образует своей отдельной зоны (не является зональной). Примером могут быть растительные сообщества болот и лугов. Они встречаются в разных зонах, причем, как правило, в виде вкраплений, и их развитие определяется общей гидротермической ситуацией.

Азональные сообщества также нигде не образуют отдельной природной зоны. Их развитие связано с особенностями субстрата и потому не зависит от климатических условий. Примерами таких сообществ являются растительность перевеваемых песков, растительность каменных выходов, сообщества засоленных морских побережий.

Наконец, *экстразональная* растительность также связана с какими-то особыми условиями среды и также встречается пятнами на общем фоне зональной растительности. Однако она отличается тем, что может образовывать отдельную собственную зону. Примером экстразональной растительности могут быть небольшие участки степи в лесной зоне, развивающиеся на склонах южной экспозиции. Эти степные участки находятся за пределами «своей» зоны.

Таким образом, зональная растительность создает основной фон, а интра- и экстразональная обычно встречается в виде вкраплений и связана с какими-то особыми условиями среды.

Переходим к характеристике отдельных растительных зон России и сопредельных государств. Они рассматриваются в определенной последовательности, начиная от тундровой зоны и кончая зоной пустынь. Для каждой зоны сначала дается краткая характеристика природных условий, затем рассматриваются характерные особенности растительного покрова.

После изложения материала о растительных зонах характеризуется интразональная растительность, а также растительность водоемов и горных территорий.

ЗОНА ТУНДР

Тундровая зона в России идет непрерывной полосой по побережью Северного Ледовитого океана от Кольского полуострова на западе до Берингова пролива на востоке.

Природные условия. Климат в тундре более холодный, чем в других природных зонах нашей страны, расположенных южнее. Среднегодовые температуры отрицательные. Зима долгая и суровая. Лето очень короткое (2–3 месяца) и прохладное. Средняя температура самого теплого месяца (июля) не превышает 10–12 °С. Безморозного периода в году нет. Даже в летнее время бывают заморозки.

Осадков в тундре выпадает обычно не более 200–300 мм/год. Основная их масса приходится на лето. Зимой осадков мало, вследствие

чего снеговой покров тонкий. Тундра характеризуется высокой влажностью воздуха и почвы. Хотя общая сумма осадков невелика, но испарение еще меньше. Почва в тундре всегда насыщена влагой, переувлажнена. Этому в значительной мере способствует близкое залегание вечной мерзлоты, которая широко распространена в тундровой зоне. Почвенный слой на протяжении короткого лета успевает оттаять лишь на небольшую глубину, ниже располагается промерзшая почва, которая служит водоупором.

Для тундровых районов характерны сильные ветры, достигающие скорости 40 м/с (такой ветер валит с ног человека). Летом сильный ветер оказывает неблагоприятное воздействие на растения, так как усиливает испарение влаги из надземных органов. В условиях тундры это особенно опасно, поскольку корни, находящиеся в холодной почве, не могут энергично поглощать воду и быстро восполнять ее потери надземными органами.

Влияние сильных ветров на растения проявляется и зимой. Под действием ветра по поверхности снегового покрова с огромной скоростью движется большая масса снежинок, которые буквально срезают все надземные части растений, возвышающиеся над снегом. Данное явление получило название *снеговой корразии*. Вследствие сильных ветров выпуклые формы рельефа зимой почти лишены снегового покрова и здесь растения очень сильно «подрезаны». В понижениях рельефа снег, напротив, накапливается и растения довольно высокие.

Тундра характеризуется особым световым режимом. В летнее время солнце поднимается невысоко над горизонтом, но продолжительность дня очень велика (а к северу от полярного круга солнце светит летом непрерывно круглые сутки).

В целом условия жизни растений в тундре неблагоприятны (избыток влаги в почве, низкая температура почвенного слоя летом, сильные ветры, снеговая корразия, трудные условия перезимовки и т.д.). Основной неблагоприятный фактор — недостаток тепла. Именно это определяет многие особенности растительного покрова тундры и отдельных видов растений.

Растительность. Типичная тундра — это пространство с очень низким, но обычно сплошным растительным покровом. В тундре господствуют кустарнички, многолетние травы, мхи и лишайники. Однолетников почти нет. Кустарники распространены только в наиболее благоприятных условиях (в южной части тундры, а также в глубоких понижениях, где зимой скапливается снег, и т.д.).

Характерная черта тундровых растений — *низкорослость*. Многие цветковые растения едва достигают 15–20 см высоты, а зачастую они еще ниже. Широко распространены растения с побегами, распластанными по поверхности почвы, с розетками листьев, растения подушко-

видной формы. Корни тундровых растений почти не углубляются в почву, располагаясь близ ее поверхности. Все эти особенности объясняются тем, что приземный слой воздуха и самый верхний слой почвы в тундре наиболее теплые, так как поверхность почвы нагревается солнечными лучами. В условиях общего недостатка тепла это очень важно.

Большую роль в тундре играют низкорослые мелкие кустарнички. Многие из них — вечнозеленые, сохраняющие листву в зимнее время. Такова, например, дриада, или «куропаточья трава» (виды рода *Dryas*). Этот маленький стелющийся кустарничек имеет кожистые зимующие листья, которые немного напоминают по форме листья дуба, но значительно меньшего размера. Цветки дриады белые, довольно крупные по сравнению с самим растением (рис. 92).

Другим примером вечнозеленых кустарничков может быть водяника (вороника, шикша — виды рода *Empetrum*). Листья ее, похожие на короткие тупые хвоинки, густо покрывают побеги растения.

К числу вечнозеленых тундровых кустарничков относятся также кассиопея (*Cassiope tetragona*), филлодоце (*Phyllodoce coerulea*), диапенсия (*Diapensia lapponica*), луазелеурия (*Loiseleuria procumbens*) и ряд других.

Есть в тундре и листопадные кустарнички. Примером растений такого типа могут быть разнообразные карликовые ивы, например ива травянистая (*Salix herbacea*), полярная (*Salix polaris*), круглолистная (*Salix rotundifolia*) и др. Они не сохраняют листья на зиму. Эти крохотные кустарнички едва поднимаются над поверхностью почвы и иногда почти целиком погружены в толщу мохово-лишайникового покрова.

Тундровые кустарнички растут крайне медленно. Причина этого — суровые природные условия, прежде всего короткое и холодное лето. Так, побеги полярной ивы удлиняются за год всего на 1–5 мм.

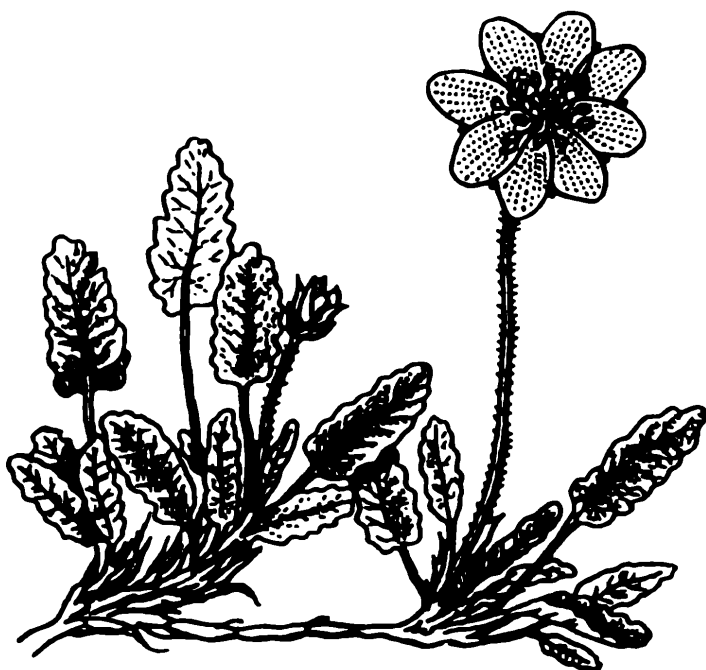


Рис. 92. Дриада (*Dryas octopetala*)

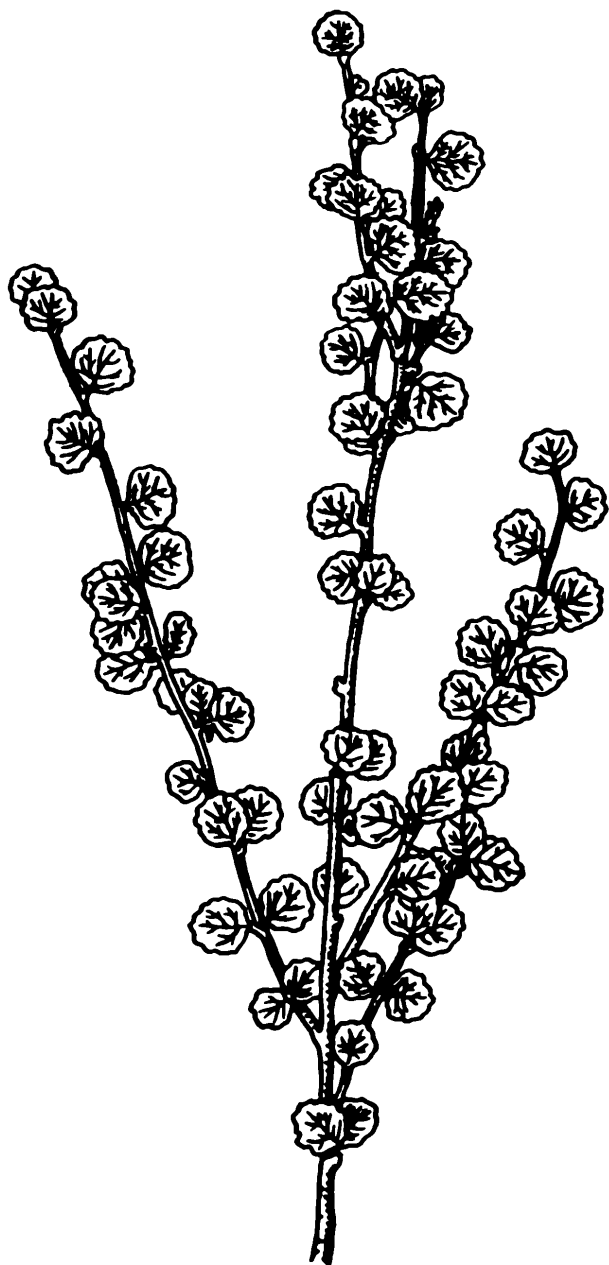


Рис. 93. Березка карликовая (*Betula nana*)

Ничтожен прирост ветвей кустарничков и в толщину. Ветви 80–90-летнего возраста нередко бывают не толще 1 см.

Среди тундровых кустарников нужно назвать в первую очередь карликовую березку (*Betula nana*). В благоприятных условиях она вырастает до 1,5 м. Листья этого растения мелкие, округлые, по краю городчатые, похожие на маленькие монетки (рис. 93). В неблагоприятных условиях карликовая березка может иметь вид маленького кустарничка.

К числу настоящих тундровых кустарников относятся также некоторые виды ивы: шерстистая (*Salix lanata*), сизая (*Salix glauca*), красивая (*Salix pulchra*) и др. Сюда же можно отнести голубику (*Vaccinium uliginosum*) и багульник (*Ledum palustre*), хотя они обычно не вырастают выше полуметра. Необходимо заметить, что резкую границу между кустарниками и кустарничками провести трудно.

Довольно хорошо представлены в тундре и многолетние травы. Одно из наиболее распространенных и известных растений этой группы —

морозка (*Rubus chamaemorus*). В некоторых районах тундры она очень обильна. Цветки морозки белые, довольно крупные (рис. 94). Зрелые плоды, имеющие желто-оранжевый цвет, съедобны, широко используются в пищу местным населением.

Среди тундровых многолетних трав есть некоторые злаки: дюпонция Фишера (*Dupontia fisheri*), фиппсия холодная (*Phippsia algida*), лисохвост альпийский (*Alopecurus alpinus*), мятлик арктический (*Poa arctica*) и др. Существенную роль в растительном покрове играют осоки (*Carex*), остролодочки (*Oxytropis*), астрагалы (*Astragalus*), мытники (*Pedicularis*), камнеломки (*Saxifraga*), кисличник (*Oxyria digyna*). Все они относительно низкорослы. В этой группе растений встречаются живородящие виды, у которых вместо плодов и семян образуются

маленькие луковички. Примером могут быть горец живородящий (*Polygonum viviparum*), овсяница живородящая (*Festuca vivipara*) и камнеломка поникшая (*Saxifraga cernua*). В условиях тундры такой способ размножения более надежен, чем размножение семенами. Короткое и холодное полярное лето затрудняет созревание плодов и образование семян. Именно по этой причине в тундре почти нет однолетников.

В растительном покрове тундры очень важную роль играют мхи и лишайники. Они представлены большим числом видов и обычно образуют сплошной покров на поверхности почвы. На его фоне развиваются цветковые растения. Господство мхов и лишайников в тундре объясняется тем, что эти мелкие растения хорошо переносят суровые природные условия. Они не страдают от высыхания, от сильных морозов и могут зимовать, будучи почти не прикрытыми снежным покровом. Летом же условия тундры, в особенности высокая влажность воздуха, для них вполне благоприятны.

В тундре встречаются многие из тех зеленых мхов, которые распространены в хвойных лесах. Среди лишайников особенно заметны представители родов кладина (*Cladina*) и кладония (*Cladonia*) — так называемые ягели, или «олений мох». Обильны также представители родов цетрария (*Cetraria*), алектория (*Alectoria*), стереокаулон (*Stereocaulon*), тамнолия (*Thamnolia*) и др. Обычно лишайники растут совместно с зелеными мхами, образуя мохово-лишайниковый ярус. Но в некоторых случаях ярус образован только лишайниками.

Подзоны тундровой зоны. Наиболее северные районы тундры отличаются особенно суровыми природными условиями. В более южных районах условия менее суровы (увеличивается количество тепла и т.д.). В соответствии с этим в направлении с севера на юг меняется и растительный покров тундры. В пределах зоны тундр выделяют четыре подзоны.



Рис. 94. Морошка (*Rubus chamaemorus*)
1 — цветок; 2 — верхняя часть растения

Самая северная подзона — *арктические тундры*. Здесь растения образуют лишь отдельные пятна на фоне обнаженной поверхности почвы, сомкнутого растительного покрова нет. Видовой состав растений очень беден. Характерными являются дриада и различные виды мака.

Следующая, более южная, подзона — *мохово-лишайниковые тундры*. Почва покрыта сплошным ковром мхов и лишайников. На этом фоне встречаются некоторые травянистые растения и карликовые кустарнички. Последние нередко почти целиком погружены в мохово-лишайниковый покров.

Расположенная далее к югу *подзона кустарниковых (или кустарничковых) тундр* характеризуется сомкнутым растительным покровом, отсутствием деревьев и большим участием низкорослых кустарников, в особенности карликовой березки. Высота кустарниковых растений редко превышает 0,5 м.

Самая южная подзона — *лесотундра*. Здесь на фоне сомкнутого растительного покрова, характерного для предыдущей подзоны, растут отдельные, далеко отстоящие друг от друга деревья. Они невысокие и имеют сильно угнетенный вид.

В лесотундре встречаются лишь немногие виды деревьев. В европейской части страны это некоторые виды березы и ель сибирская, в азиатской части — исключительно лиственница (сибирская и даурская).

Тундровая зона имеет очень большую протяженность с запада на восток. Растительный покров этой зоны не одинаков в западных и восточных районах. Так, в европейской тундре, расположенной к западу от Урала, в лишайниковом покрове обычно господствуют виды ягеля (*ягельные тундры*), а в центральной части арктической Сибири — виды алектории (*алекториевые тундры*).

Как известно, тундра служит пастбищем северным оленям, которые имеют важное значение в жизни местного населения. Олени в тундре питаются ягелем, находя его даже зимой под снегом. Ягель растет очень медленно, прирастая в год всего на 3—5 мм в высоту. Для полного восстановления лишайникового покрова после выпаса большой массы оленей нужно по крайней мере 15—20 лет.

Растительный покров тундры очень чувствителен к различным антропогенным нарушениям, он легко раним. Если, например, по тундре прошел вездеход, след его остается заметным многие годы. Причина чрезвычайной ранимости растительного покрова тундры в том, что растения находятся здесь в крайних, экстремальных условиях существования. Природное равновесие в тундре очень легко нарушается, но с большим трудом восстанавливается.

ЛЕСНАЯ ЗОНА

Лесная зона расположена к югу от тундровой зоны. Она очень обширна по площади и составляет более половины рассматриваемой нами территории. Зональной растительностью здесь является лес, но встречаются также участки интразональной растительности (луговой, болотной) и экстразональные сообщества (например, степные). Они, как правило, представляют собой вкрапления в общий лесной фон и связаны с какими-то особыми условиями среды (сильно увлажненные почвы, склоны южной экспозиции и т.д.).

Природные условия. Климат в лесной зоне более теплый, чем в тундре, среднегодовые температуры выше. Лето по сравнению с тундрой довольно продолжительное и теплое. Средняя температура июля колеблется в пределах от 14 до 19,5 °С. Достаточное количество тепла летом позволяет успешно развиваться деревьям. Однако зима в лесной зоне сравнительно холодная, с устойчивыми, более или менее сильными морозами.

Климат лесной зоны влажный. Осадков выпадает до 600–700 мм/год, причем общая их сумма превышает испарение (кроме крайних южных районов). Растения почти всегда хорошо обеспечены влагой. Летний период в лесной зоне очень благоприятен для развития растений, так как в это время сравнительно много тепла и влаги.

Почвы в пределах лесной зоны довольно разнообразны. Наиболее распространены подзолистые и дерново-подзолистые почвы, часто с признаками заболачивания. На крайнем юге встречаются серые лесные почвы. Для почв лесной зоны характерен промывной режим с сезонным переувлажнением.

Главнейшие особенности лесных фитоценозов. Лесные фитоценозы образованы многими видами растений и имеют сложное ярусное строение. Ведущую роль здесь играет древесный ярус, который является обязательным элементом леса. Его называют господствующим ярусом, так как именно деревья создают под своим пологом особую среду и сильно влияют на все остальные растения. В лесных фитоценозах может быть также *подлесок* (ярус кустарников), *травяно-кустарничковый* и *мохово-лишайниковый* ярусы. Все эти ярусы называют подчиненными. Они образованы более или менее теневыносливыми растениями, способными развиваться под пологом деревьев.

В лесных фитоценозах есть некоторые растения, которые не принадлежат ни к какому ярусу, например *лианы* и *эпифиты*. В лесах нашей страны лиан очень мало, а эпифиты представлены почти исключительно лишайниками и мхами, которые развиваются на стволах и ветвях деревьев.

Главнейшие лесообразующие породы. Различают хвойные, широколиственные и мелколиственные древесные породы. Среди хвойных

деревьев нашей страны в качестве лесообразователей наиболее распространены сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), ель европейская (*Picea abies*) и сибирская (*Picea obovata*), различные виды лиственницы — главным образом сибирская (*Larix sibirica*) и даурская (*Larix gmelinii*), сосна сибирская (часто неправильно называемая «сибирским кедром» — *Pinus sibirica*), пихта сибирская (*Abies sibirica*). Многие из них встречаются как в европейской части страны, так и за Уралом. Важно отметить, что некоторые хвойные деревья широко распространены в Сибири, а в европейской части страны встречаются только на крайнем северо-востоке (сосна сибирская, ель сибирская, пихта сибирская). Здесь же растет и лиственница русская, близкая к лиственнице сибирской. Хвойные деревья в общем довольно холодостойки, мало требовательны к теплу. Почти все они не очень требовательны и к богатству почвы.

К числу главнейших широколиственных древесных пород относятся дуб черешчатый (*Quercus robur*), липа мелколистная (*Tilia cordata*), клен платановидный (*Acer platanoides*), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*). Все эти деревья, кроме липы, встречаются только в европейской части рассматриваемой территории и отсутствуют в Сибири. Некоторые широколиственные деревья распространены в южных районах Дальнего Востока (в Приморье). Но это совершенно иные древесные породы, чем в европейской части России и сопредельных государств. Широколиственные деревья в противоположность хвойным теплолюбивы и в то же время требовательны к богатству почвы.

Главнейшими мелколиственными породами являются: два близких вида березы — повислая (*Betula pendula*) и пушистая (*Betula pubescens*), а также осина (*Populus tremula*). Они встречаются на большей части территории России и сопредельных государств. Перечисленные деревья неприхотливые — растут в самых разнообразных климатических и почвенных условиях, в разных природных зонах.

Хвойные и широколиственные древесные породы почти всегда образуют первичные (коренные) лесные фитоценозы. Мелколиственные деревья, наоборот, образуют, как правило, вторичные (производные) лесные фитоценозы, которые возникают на месте уничтоженных первичных сообществ после вырубок, пожаров и т.д.

Видовое богатство деревьев в лесах разных районов страны не одинаково. Много видов деревьев насчитывается, например, в лесах Кавказа и особенно Дальнего Востока. Леса европейской части и Сибири сравнительно бедны древесными породами.

Классификация и география лесов. Как известно, леса подразделяют на хвойные и лиственные. Среди хвойных лесов выделяют *светлохвойные* и *темнохвойные*. Первые образованы светолюбивыми деревьями (сосняки, лиственничники), вторые — теневыносливыми (ельники,

пихтарники, кедровники). Лиственные леса подразделяют на широколиственные (дубняки, липняки и т.д.) и мелколиственные (березняки, осинники и пр.). Имеются также *хвойно-широколиственные* леса (примером их могут быть елово-дубняки).

Леса распределены по территории России и сопредельных государств очень неравномерно. В европейской части они составляют только 20% общей лесной площади, в азиатской — 80%. Наиболее широко распространены хвойные леса, являющиеся более ценными с хозяйственной точки зрения. Они занимают около 75% всей лесной площади. На долю лиственных лесов приходится лишь около 25% (это главным образом мелколиственные леса). Если же рассматривать отдельно только хвойные леса, приняв их за 100%, то наибольшие площади занимают леса из разных видов лиственницы (около 50%), меньшие — из сосны обыкновенной (около 25%). Остальное распределяется между ельниками, пихтарниками и другими видами темнохвойных лесов.

Подзоны. В пределах лесной зоны выделяют три подзоны: хвойных лесов, хвойно-широколиственных лесов и широколиственных лесов. Первая подзона самая северная и наибольшая по площади. Она идет сплошной полосой от крайних западных до крайних восточных районов рассматриваемой территории. Подзона хвойно-широколиственных лесов, расположенная южнее, занимает значительно меньшую площадь, причем хорошо выражена только в европейской части России и сопредельных государств и на Дальнем Востоке. В континентальных районах страны — на обширных пространствах Сибири — она отсутствует. Третья, самая южная, подзона широколиственных лесов занимает наименьшую площадь по сравнению со всеми остальными. Она идет узкой полосой в европейской части от Молдовы до Урала, а затем после большого перерыва появляется вновь на Дальнем Востоке. Таким образом, две более южные подзоны отсутствуют в Сибири. Это объясняется тем, что суровый климат Сибири не позволяет расти теплолюбивым широколиственным деревьям.

Перечисленные выше три подзоны некоторые ученые считают самостоятельными зонами.

Подзона хвойных лесов. Эта подзона — самая северная. Она непосредственно примыкает к зоне тундр. Зональной растительностью здесь являются хвойные леса, лишенные широколиственных деревьев. Лишь кое-где имеется небольшая примесь широколиственных древесных пород.

Главнейшие формации хвойных лесов — ельники, сосняки, лиственничники, кедровники, пихтарники. Нередко древостой бывает образован двумя древесными породами, растущими совместно (елово-сосняки, сосново-лиственничники, елово-пихтарники и т.д.).

Хвойные леса отличаются рядом характерных особенностей. Одна из них — бедность видового состава деревьев. В лесном фитоценозе, как правило, насчитывается не более двух—трех древесных пород. Широко распространены чистые древостои, образованные только одной древесной породой (например, лиственницей). Для хвойного леса характерна также большая роль кустарничков в травяно-кустарничковом ярусе. Кустарнички нередко господствуют в этом ярусе леса (например, черника и брусника). Столь же характерен для хвойных лесов моховой покров из зеленых мхов. Он часто сплошь покрывает почву на большом пространстве.

Остановимся на растениях подчиненных ярусов хвойных лесов (на примере ельников и сосняков европейской части страны). Подлесок в

хвойном лесу образован лишь немногими видами. Среди них можно назвать можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*), рябину (*Sorbus aucuparia*), крушину ломкую (*Frangula alnus*). В заболоченных лесах встречается багульник болотный и некоторые другие влаголюбивые кустарники.

Кустарнички в хвойном лесу также представлены очень немногими видами. Главнейшие из них — черника (*Vaccinium myrtillus*) (рис. 95) и брусника (*Vaccinium vitis-idaea*). Встречаются и другие кустарнички, например линнея северная (*Linnaea borealis*), толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*). В заболоченных лесах можно встретить голубику и клюкву (*Oxycoccus palustris*).



Рис. 95. Черника (*Vaccinium myrtillus*)

1 — цветок; 2 — плод; 3 — общий вид растения

Среди травянистых растений для хвойного леса особенно характерны различные виды плаунов (*Lycopodium*) (рис. 96). Часто встречается кислица (*Oxalis acetosella*) (рис. 97), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*) (рис. 98), седмичник европейский (*Trientalis europaea*). Нередки также гудайера ползучая (*Goodyera repens*), двулепестник альпийский (*Circaea alpina*), различные виды грушанок (*Pyrola*) и др.

В моховом покрове хвойного леса господствуют немногие виды мхов. Наиболее распространены: плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*), гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*), птилиум (*Ptilium crista-castrensis*), различные виды дикранума (*Dicranum*). В лесах на сильно увлажненных почвах преобладает кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune*), народное название которого «долгий мох». Нередко он растет в массе, сплошь покрывая поверхность почвы.

В заболоченных лесах, при очень большом количестве влаги, моховой покров образуют различные виды сфагнума (*Sphagnum*).

Напочвенные лишайники распространены только в немногих типах леса. Они развиваются в массе и образуют покров в лесах, которые растут на очень сухих песчаных почвах. Главнейшие напочвенные лишайники — различные виды кладоний, а также цетрария исландская (*Cetraria islandica*).



Рис. 96. Плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*)

1 — вегетативный лист; 2 — спороносный лист; 3 — общий вид растения



Рис. 97. Кислица обыкновенная
(*Oxalis acetosella*)



Рис. 98. Майник двулистный
(*Maianthemum bifolium*)
1 — цветок

В европейской части России зональной растительностью в подзоне хвойных лесов являются ельники, развивающиеся на суглинистых почвах. Типы ельников довольно разнообразны. Каждый из них связан с определенными условиями увлажнения и богатства почвы элементами минерального питания. Наиболее распространены *ельники кисличные*, *ельники черничные*, *ельники с покровом из кукушкина льна (долгомошники)*. Особое место занимают *ельники сложные*, в состав которых входят широколиственные деревья и дубравные кустарники. Они развиваются на хорошо дренированных и наиболее богатых почвах.

К востоку от Урала, особенно в Восточной Сибири, в качестве зональных сообществ широко распространены светлохвойные лиственничные леса. Часто они растут на территориях с близким залеганием вечной мерзлоты (например, в Якутии). Типы лиственничных лесов разнообразны. На очень сухих, нередко каменистых почвах развиваются лиственничники лишайниковые, на умеренно-влажных — брусничные, на сильно увлажненных — багульниковые и сфагновые. Есть

также кустарниковые типы лиственничников, где в подлеске господствует рододендрон даурский.

Подзона хвойных лесов имеет значительную протяженность с севера на юг, измеряемую нередко многими сотнями километров. Более северные полосы подзоны существенно отличаются по климатическим и почвенным условиям от более южных. В направлении с севера на юг возрастает количество тепла, улучшается дренированность почвы и увеличивается ее богатство. В соответствии с этим изменяется и лесная растительность.

Это можно проследить на примере ельников европейской части России. Непосредственно к тундре примыкает редкостойная тайга, где деревья ели сравнительно невысокие и не образуют сомкнутого полога. Далее к югу распространены настоящие густые леса из высоких деревьев. Сначала идет северная тайга, где наибольшее распространение имеют ельники с покровом кукушкина льна (долгомошники). Затем следует средняя тайга, для которой характерны ельники черничные, и, наконец, южная тайга, где преобладают ельники кисличные.

В пределах подзоны хвойных лесов наблюдаются изменения растительности не только в направлении с севера на юг, но и с запада на восток. В европейской части страны (кроме крайнего северо-востока) распространены леса из ели европейской и сосны обыкновенной. В Западной Сибири лесообразующих пород несколько больше. На обширных пространствах Восточной Сибири господствуют лиственничные леса, образованные главным образом лиственницей даурской (обычно без примеси других древесных пород).

Сибирская тайга характеризуется присутствием некоторых свойственных только ей растений (мителла голая, виды рода смилацина и др.). Их нет в лесах к западу от Урала. Однако многие растения хвойных лесов распространены очень широко. Они встречаются как в европейской, так и в азиатской части страны (например, линнея северная, седмичник европейский, некоторые плауны и папоротники, многие таежные мхи и др.).

Особо следует остановиться на сосновых лесах, образованных сосной обыкновенной. Эти леса распространены почти по всей лесной зоне и даже выходят за ее пределы. Сосняки встречаются, в частности, в степной зоне. Они чаще всего приурочены к песчаным почвам, т.е. развиваются в особых условиях. Их нельзя считать зональной растительностью. Типы сосняков почти такие же, как типы ельников (кисличные, брусничные, черничные и т.д.).

Подзона хвойно-широколиственных лесов. Данная подзона располагается между подзонами хвойных и широколиственных лесов. В состав лесных фитоценозов входят как хвойные, так и широколиственные деревья. Те и другие растут совместно. Эта широтная полоса хорошо

выражена в европейской части России и сопредельных государств и занимает здесь значительную территорию. В качестве зональной растительности наиболее распространены елово-широколиственные леса. Климатические условия подзоны позволяют существовать здесь как ели (достаточно влажно), так и широколиственным деревьям (достаточно тепло). Из широколиственных деревьев чаще всего встречаются дуб черешчатый (*Quercus robur*), липа мелколистная (*Tilia cordata*) и клен платановидный (*Acer platanoides*).

Общий климатический фон в данной подзоне одинаково благоприятен как для ели, так и для широколиственных деревьев. Однако под влиянием местных факторов, в особенности рельефа, меняется соотношение между различными древесными породами. Во влажных понижениях, где почва плохо дренирована, господствует ель, образующая здесь чистые ельники. На вершинах холмов, где почва хорошо дренирована, развиваются широколиственные леса. В средних условиях распространены елово-широколиственные леса, характерные для данной подзоны.

Остановимся на характерных особенностях фитоценозов елово-широколиственных лесов европейской части России. О деревьях, образующих верхний ярус леса, уже было сказано. В подлеске встречаются кустарники, свойственные широколиственным лесам, в особенности орешник (лещина). В состав травяно-кустарничкового покрова входят как виды еловых лесов (кислица, майник, седмичник и др.), так и виды широколиственных лесов (осока волосистая, зеленчук, медуница неясная и др.). Моховой покров на почве развит обычно слабо, в виде отдельных пятен, не занимающих большой площади. Однако присутствуют типично таежные виды мхов. Таким образом, в елово-широколиственных лесах встречаются как таежные, так и дубравные элементы. Это касается не только деревьев, но и растений подчиненных ярусов леса.

Помимо европейской части рассматриваемой территории подзона хвойно-широколиственных лесов представлена также и на Дальнем Востоке (Приморье). Однако здесь она занимает сравнительно небольшую территорию. Из хвойных деревьев для этой подзоны наиболее характерен кедр, или корейская сосна (*Pinus koraiensis*), но встречаются также пихта белокорая (*Abies nephrolepis*), ель аянская (*Picea ajanensis*) и др. Широколиственные деревья разнообразны: дуб монгольский (*Quercus mongolica*), различные виды клена, липы, ясеня, вяза (*Ulmus*), орех манчжурский (*Juglans mandshurica*), амурский бархат (*Phellodendron amurense*) и т.д.

Встречается много видов кустарников, есть настоящие *лианы* с крепкими одревесневшими стеблями (например, некоторые виды актинидии). Видовой состав растений всех ярусов леса отличается большим богатством и своеобразием.

Подзона широколиственных лесов. Это самая южная подзона в пределах лесной зоны и наименьшая по площади. Она представлена только в европейской части страны и на Дальнем Востоке.

В европейской части рассматриваемой нами территории подзона широколиственных лесов идет довольно узкой полосой от Молдовы к Киеву, Курску, Орлу, Туле и далее на восток вплоть до Урала. Климат этой территории более сухой и теплый, чем в остальных подзонах лесной зоны. Количество выпадающих осадков примерно равно испарению. Зональной растительностью являются дубравы — широколиственные леса с господством дуба и участием ряда других деревьев. Однако дубравы занимают сейчас сравнительно небольшую площадь, так как еще с давних времен подвергались интенсивному уничтожению человеком. Их вырубали для получения ценной древесины и для того, чтобы освободить территорию под пашню (серые лесные почвы дубрав более благоприятны для земледелия, чем подзолистые почвы тайги).

Основное, господствующее дерево широколиственных лесов европейской части России и сопредельных государств — дуб черешчатый. Большую роль играет также липа мелколистная, которая иногда может даже господствовать. Весьма обычен клен платановидный, реже встречаются ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), ильм (*Ulmus glabra*), вяз (*Ulmus laevis*), полевой клен (*Acer campestre*) и некоторые другие деревья. В более западных дубравах (Украина) можно встретить граб обыкновенный (*Carpinus betulus*), дикую черешню (*Cerasus avium*), клен явор (*Acer pseudoplatanus*). Ель в дубравах отсутствует, для нее неблагоприятна относительная сухость климата и хорошая дренированность почв.

Видовой состав деревьев в широколиственном лесу довольно богат. В лесном фитоценозе можно насчитать до десятка древесных пород. Это одна из характерных особенностей широколиственного леса.

Подлесок в дубравах обычно хорошо развит, особенно в лесах старого возраста. Из кустарников наиболее характерны орешник, или лещина (*Corylus avellana*) (рис. 99), и бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa*) (рис. 100).

Травяной покров дубрав образован многими видами. Большинство из них имеет относительно широкие листовые пластинки. Эти растения называют дубравным теневыносливым ширококотравьем. Главнейшие представители дубравного ширококотравья — сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*) (рис. 101), осока волосистая (*Carex pilosa*) и зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum*). Именно эти растения являются массовыми и господствуют в травяном покрове дубрав на больших пространствах. Особенно распространены дубравы с господством сныти. К числу представителей дубравного ширококотравья относятся



Рис. 99. Лещина обыкновенная
(лесной орешник) (*Corylus avellana*)

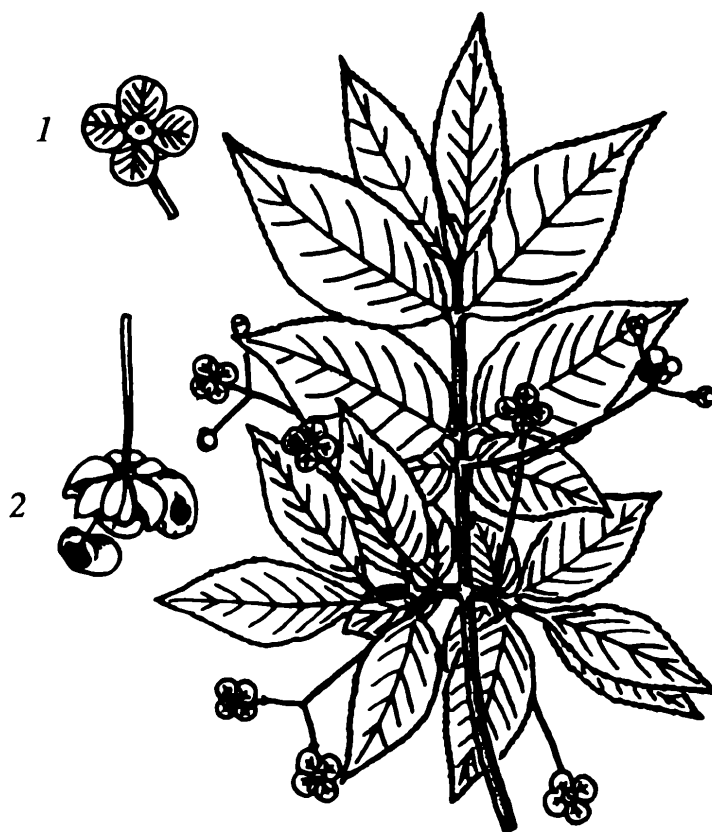


Рис. 100. Бересклет бородавчатый
(*Euonymus verrucosa*)
1 — цветок; 2 — плод



Рис. 101. Сныть обыкновенная
(*Aegopodium podagraria*)
1 — плод; 2 — общий вид растения



Рис. 102. Медуница неясная
(*Pulmonaria obscura*)

Справа внизу — цветки в разрезе. 1 —
общий вид растения; 2 — типы цветков

также копытень европейский (*Asarum europaeum*), медуница неясная (*Pulmonaria obscura*) (рис. 102), фиалка удивительная (*Viola mirabilis*), сочевичник весенний (*Orobus vernus*), колокольчик крапиволистный (*Campanula trachelium*) и некоторые другие растения. Важно отметить, что в дубравах отсутствуют или крайне редки кустарнички, столь характерные для хвойного леса.

Особую группу травянистых растений составляют дубравные эфемероиды. Эти многолетние растения появляются над поверхностью почвы ранней весной, как только сойдет снеговой покров. Они быстро зацветают и затем образуют плоды с семенами. После этого надземная часть растений желтеет и засыхает. Это происходит в самом начале лета, когда деревья полностью одеваются листвой и в лесу устанавливается сильное затенение. Хотя надземная часть у эфемероидов к лету отмирает, в почве сохраняются живые подземные органы, содержащие запасы питательных веществ (луковицы, клубни, сочные корневища). Именно за счет этих запасов ранней весной быстро вырастают молодые побеги с листьями и цветками. К числу дубравных эфемероидов относятся пролеска сибирская, или голубой подснежник (*Scilla sibirica*), ветреница лютиковая (*Anemone ranunculoides*), хохлатка плотная (*Corydalis solida*) (рис. 103), чистяк весенний (*Ficaria verna*),



Рис. 103. Хохлатка плотная (*Corydalis solida*)

1 — клубень в разрезе; 2 — верхняя часть растения

гусиный лук желтый (*Gagea lutea*). Весной в дубраве цветущие эфемероиды образуют на почве красивый красочный ковер.

Моховой покров в дубравах отсутствует. Мхи встречаются изредка, обычно лишь небольшими пятнами на кучках земли, выброшенных кротом. Наиболее распространен в этих условиях мох атрихум волнистый (*Atrichum undulatum*).

Помимо европейской части страны широколиственные леса встречаются также на Дальнем Востоке. Однако здесь они имеют очень ограниченное распространение (только крайние южные районы Приморья). В этих лесах много древесных пород, богат и своеобразен состав кустарников и травянистых растений, встречаются деревянистые лианы. Весной на почве в массе цветут разнообразные эфемероиды.

Мелколиственные леса. Эти леса, как уже было сказано, чаще всего являются производными (вторичными). Они возникают после выруб-ки или уничтожения пожаром коренных (первичных) лесов — хвой-ных, хвойно-широколиственных, широколиственных. Производные мелколиственные леса встречаются по всей лесной зоне, во всех трех подзонах. Наиболее распространены березняки. Меньшее распростра-нение имеют осинники, еще меньшее — леса из серой ольхи (*Alnus incana*).

В качестве примера производных мелколиственных лесов подроб-нее рассмотрим березняки. Их характерная особенность — присутст-вие в травяном покрове многих светолюбивых видов растений, не

свойственных коренным лесам, в частности луговых (лютик едкий, полевица тонкая и др.). Это объясняется обилием света под пологом березы. Наряду с этим встречаются и теневыносливые типично лесные растения. Некоторые из них здесь очень хорошо развиваются, обильно плодоносят (например, ландыш и земляника). В травяном покрове березняков обычно можно найти растения, которые сохранились после уничтожения коренного леса. Они позволяют судить о том, каким был коренной лесной фитоценоз. Например, если в березняке встречаются плауны, таежные зеленые мхи, можно утверждать, что он образовался на месте вырубленного хвойного леса. Иногда березняки возникают на месте заброшенных пашен. В этом случае они почти лишены типично лесных растений.

Наряду с производными мелколиственными лесами существуют и коренные, хотя они встречаются значительно реже. Примером их могут быть березняки, распространенные в Западной Сибири.

СТЕПНАЯ ЗОНА

Степная зона протянулась непрерывной полосой по европейской части страны и Западной Сибири от юга Украины до реки Обь. В Восточной Сибири степи встречаются лишь в виде отдельных островов среди тайги (Красноярский край, Забайкалье).

Степную зону определяют как территорию, где зональной растительностью являются *сообщества травянистых ксерофитов*. Именно ксерофильные травы, хорошо переносящие засуху, составляют основу степных фитоценозов. В настоящее время в пределах степной зоны можно встретить лишь сравнительно небольшие по площади участки степей (например, в заповедниках). Огромные территории распаханы и естественный растительный покров здесь не сохранился.

Природные условия. Климат степной зоны континентальный. Лето жаркое, сухое, зима холодная, более или менее морозная, с устойчивым снеговым покровом. Осадков выпадает 300–500 мм/год, иногда менее. Характерной особенностью климата степей является то, что сумма выпадающих осадков значительно меньше, чем испарение. В теплое время года растения почти постоянно испытывают недостаток влаги. Основная масса осадков выпадает в середине лета, в период жары, причем в виде кратковременных сильных ливней. Это затрудняет использование влаги растениями, так как вода быстро стекает по поверхности почвы, а часть ее испаряется, не успев проникнуть в почвенный слой. На открытых пространствах степей почти постоянно дуют ветры, которые усиливают испарение воды из надземных органов растений. Временами бывают суховеи — горячие, иссушающие ветры, которые особенно опасны.

Почвы степной зоны – различные разновидности черноземов (оподзоленные, выщелоченные, типичные, обыкновенные, южные и т.д.). На юге зоны распространены каштановые почвы.

Степные растения. В степях, как уже было сказано, господствуют травянистые ксерофиты. Особенно характерны для степей дерновинные (плотнокустовые) злаки с очень узкими листовыми пластинками. Среди них нужно назвать в первую очередь различные виды ковылей (*Stipa*). Ковыли растут довольно крупными плотными «кустами»-дерновинами (рис. 104). Их листья почти всегда сложены вдоль. Устьица, через которые испаряется вода, располагаются на внутренней поверхности листа, что уменьшает потерю влаги (это важно в засушливом климате). Нижние цветковые чешуи ковылей снабжены очень длинной остью, которая коленчато изогнута и у многих видов покрыта волосками (перистые ковыли).

К числу наиболее распространенных узколистных дерновинных злаков относятся также овсяница валисская, или типчак (*Festuca valesiaca*) (рис. 105), и тонконог стройный (*Koeleria cristata*).



Рис. 104. Ковыль-волосатик (*Stipa capillata*)

1 – общий вид растения; 2 – колосковые чешуи; 3 – зерновка, заключенная в цветковых чешуях (часть ости удалена); 4 – соцветие

В степях встречаются также и некоторые бобовые, например эспарцет (*Onobrychis arenaria*), различные виды клеверов (*Trifolium*), астрагалов (*Astragalus*) и др. Все они достаточно засухоустойчивы, хорошо переносят недостаток влаги.

Значительную роль в степных фитоценозах играет разнотравье — представители различных семейств двудольных растений (кроме бобовых). В качестве примера можно назвать виды вероники (*Veronica*), зопника (*Phlomis*), шалфея (*Salvia*), василька (*Centaurea*), коровяка (*Verbascum*), полыни (*Artemisia*), крестовника (*Senecio*) и др.

Особую группу составляют степные эфемероиды — многолетние травянистые растения, которые развиваются только весной, когда в почве достаточно влаги. К лету их надземная часть полностью засыхает. Примером растений такого типа могут быть мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), различные виды тюльпанов (*Tulipa*).

Характерны для степи также эфемеры — однолетние растения, которые в течение нескольких недель полностью проходят весь жизненный цикл. Они появляются из семян рано весной, быстро развиваются, переходят к цветению и успевают до наступления летней засухи образовать новые семена. Сами же растения при этом полностью отмирают. Среди степных эфемеров можно назвать рогозавник серповидный (*Ceratocephala falcata*), рогоплодник песчаный (*Ceratocarpus arenarius*), клоповник пронзеннолистный (*Lepidium perfoliatum*), некоторые виды крупки (*Draba*) и др. Эти мелкие растения наиболее обильны в южных степях, где летняя засуха особенно резкая.

Помимо травянистых растений в степях встречаются и некоторые кустарники. Они нередко образуют небольшие заросли на фоне степной растительности. На границе степи с лесом почти всегда развивается

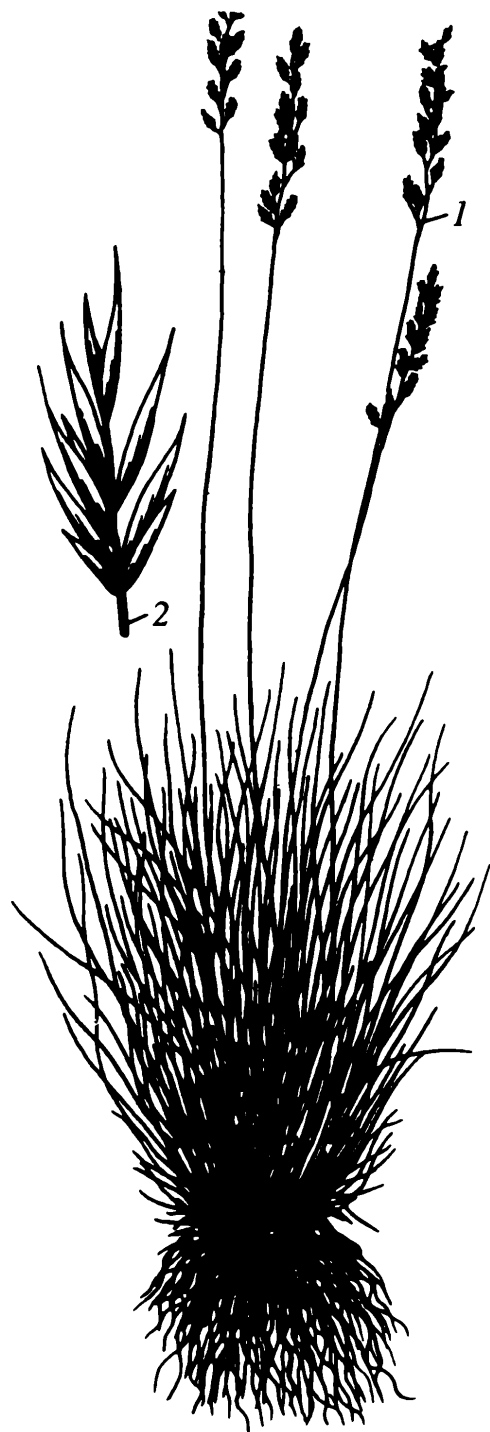


Рис. 105. Овсяница валисская, или типчак (*Festuca valesiaca*)

1 — соцветие метелка; 2 — элементарный колосок

кустарниковая опушка. К числу степных кустарников относятся, например, терн, или дикая слива (*Prunus spinosa*), бобовник, или миндаль низкий (*Amygdalus nana*), кустарниковая вишня (*Cerasus fruticosa*), ракитник русский (*Cythisus ruthenicus*), дрок красильный (*Genista tinctoria*), различные виды спиреи (*Spiraea*), караганы (*Caragana*).

Подзоны степной зоны. Рассмотрим подзональную структуру степей европейской части России, где она хорошо выражена. Здесь северная часть степной зоны, примыкающая к широколиственным лесам, наиболее влажная, к югу климат становится все более засушливым. Вследствие этого растительный покров также изменяется в направлении с севера на юг. Степную зону в этом регионе обычно подразделяют на три подзоны.

Первая из них, самая северная, — *подзона луговых, или северных, степей*. Она характеризуется тем, что на водораздельных пространствах встречаются как участки степи, так и участки дубрав, а степная растительность по внешнему облику напоминает луга. Иногда эту полосу называют также *лесостепью*.

Вторая, более южная, — это подзона *разнотравно-дерновинно-злаковых степей*. Здесь на водоразделах абсолютно господствует только степная растительность, причем распространен более сухой вариант степей. Лесные участки встречаются только по балкам и понижениям, где создаются лучшие условия увлажнения. Аналогичным образом обстоит дело и в третьей, самой южной, подзоне *дерновинно-злаковых степей*. Однако здесь на водоразделах господствует еще более сухой вариант степей.

Далее к югу (и юго-востоку) степная зона постепенно сменяется зоной пустынь.

Перейдем теперь к подробной характеристике отдельных вариантов степей, начиная с наиболее влажных.

Луговые, или северные, степи имеют довольно высокий (до 80–100 см) и густой травяной покров, в котором преобладает разнотравье, а ковыли играют подчиненную роль.

В период цветения растений луговая степь очень напоминает по внешнему облику красочный луг. Здесь можно встретить много видов разнотравья, имеющих яркие красивые цветки и соцветия. Таковы, например, нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*), таволга обыкновенная (*Filipendula vulgaris*), синяк русский, или румянка (*Echium ruthenicum*), шалфей луговой (*Salvia pratensis*), козелец пурпурный (*Scorzonera purpurea*), козлобородники (*Tragopogon*) и многие другие. Помимо разнотравья имеются и злаки, но преимущественно широколистные — кострец береговой (*Bromopsis riparius*), овсец опушенный (*Helictotrichon pubescens*), пырей средний (*Agropyron intermedium*) и др. Типично степных узколистных злаков, напротив, до-

вольно мало. Это главным образом типчак и ковыль перистый (*Stipa pennata*) — один из наиболее влаголюбивых ковылей.

Замечательная особенность луговых степей — очень высокая видовая насыщенность. Так, в луговой степи в Центрально-Черноземном заповеднике под Курском на 1 м² можно насчитать более 80 видов со-судистых растений, а на 100 м² — более 120 видов. В отношении фло-ристической насыщенности луговая степь уникальна.

Для луговой степи характерна смена внешнего облика растительно-го покрова на протяжении теплого времени года, так называемая сме-на аспектов. Это происходит потому, что в массе цветут то одни, то другие растения, придавая степи ту или иную окраску (желтую, белую, голубую, синюю и т.д.).

Более южный вариант степи — *разнотравно-типчаково-ковыльная*. Она отличается заметно более редким и низким травяным покровом. Здесь резко возрастает роль узколистных дерновинных злаков. Господ-ствуют типчак и различные ковыли, причем не те их виды, что в луго-вой степи, а другие, более засухоустойчивые. Вместе с тем довольно велика роль разнотравья. Но среди этой группы растений также рас-пространены более засухоустойчивые виды — шалфей поникший (*Salvia nutans*), зопник колючий (*Phlomis pungens*) и некоторые другие. Видовая насыщенность меньше, чем в луговой степи.

Самые южные, *типчаково-ковыльные*, степи еще больше отлича-ются от луговых. Травяной покров здесь особенно редкий и низкий (до 30—40 см). Узколистные дерновинные злаки абсолютно господствуют. Помимо типчака встречаются наиболее засухоустойчивые виды ковы-лей, например ковыль Лессинга (*Stipa lessingiana*) и ковыль-волосатик, или тырса (*Stipa capillata*). Разнотравья очень мало. Между дерновина-ми типчака и ковылей весной появляются разнообразные однолетни-ки-эфемеры: клоповник пронзеннолистный, рогоглавник серповид-ный и др. Есть также и многолетники-эфемероиды — мятлик луковичный (*Poa bulbosa*), различные виды луков, тюльпанов и др.

В отношении видовой насыщенности южные степи значительно уступают другим вариантам степей. Здесь на 1 м² можно встретить не более 10—15 видов.

Для южной степи характерны растения, относящиеся к жизнен-ной форме «перекати-поле». Они принадлежат к различным семейст-вам цветковых растений, но имеют довольно сходный внешний об-лик. Их надземная часть представляет собой рыхлый клубок ветвей, имеющий более или менее шаровидную форму. Осенью этот «шар» легко отрывается от почвы и перекачивается ветром по просторам степи, рассеивая плоды и семена. Примером подобных растений мо-гут быть катран татарский (*Crambe tatarica*), качим метельчатый (*Gypsophila paniculata*), синеголовник равнинный (*Eryngium campestre*),

гониолимон татарский (*Goniolimon tataricum*), резак обыкновенный (*Falcaria vulgaris*) и др.

Обратимся теперь к степям, расположенным в азиатской части России и сопредельных государств.

Степи юга Западной Сибири (Барабинская степь) по внешнему облику несколько напоминают луговые степи европейской части рассматриваемой территории, но отличаются от них заметной заболоченностью и засоленностью почвы. Вследствие этого видовой состав растений здесь достаточно специфичен (много галофитов и т.д.). Степи Казахстана по составу растений имеют много общего со степями юга европейской части России. Здесь, как и в европейской части страны, выделяют подзоны разнотравно-дерновинно-злаковых и дерновинно-злаковых степей.

В Восточной Сибири распространены лишь отдельные степные острова, чаще всего расположенные среди тайги. Их растительность очень своеобразна.

Флора степей Восточной Сибири сильно отличается от флоры степей европейской части страны. Здесь широко распространены, например, особые монгольские элементы. Однако есть и общие растения, прежде всего некоторые злаки: типчак, тонконог стройный, ковыль-волосатик и др.

Примечательно, что в восточно-сибирских степях, даже самых южных, нет или крайне мало многолетников-эфемероидов (таких, как тюльпаны, птицемлечники, крокусы и др.). Чрезвычайно редки однолетники-эфемеры, столь распространенные в южно-русских степях. Основу травостоя составляют многолетние злаки и разнотравье.

ЗОНА ПУСТЫНЬ

Зона пустынь располагается к югу от степной зоны. Она простирается в виде сплошной полосы от крайнего юго-востока европейской части страны (низовья Терека, Волги и Урала) до восточных пределов Средней Азии и Казахстана. Небольшой массив пустынь имеется также в Забайкалье, на границе с Монголией и Китаем.

Зональная растительность пустынь своеобразна. Господствуют наиболее засухоустойчивые ксерофиты, чаще всего полукустарники, причем растительный покров более или менее редкий, несомкнутый. Разреженность растительного покрова — одна из самых характерных особенностей пустынь.

Природные условия. Климат пустынь резко континентальный, еще более жаркий и сухой, чем в степях. Колебания температуры на протяжении года очень велики. Долгое жаркое лето сменяется морозной зимой со снежным покровом. Средняя температура июля достигает

25 °С. Зимой же столбик термометра может опускаться значительно ниже нуля. Очень велики колебания температуры и на протяжении суток в летнее время. Нестерпимо жаркий день сменяется довольно холодной ночью. Все это характерно для резко континентального климата.

В пустынях летом поверхность почвы нагревается до 60–70 °С. Такие температуры могут переносить лишь наиболее жароустойчивые растения. Высокие температуры опасны для растений не только сами по себе, но еще и потому, что при этом резко усиливается транспирация. Способствуют потере влаги и сильные ветры, обычные в пустыне.

Пустыни характеризуются крайней сухостью климата. Годовая сумма осадков не превышает 200–300 мм, а потенциальное испарение в несколько раз больше. В летнее время, при сильной жаре, растения почти совершенно не получают влаги, испытывают острое водное голодание.

Почвы пустынь обычно в большей или меньшей степени засолены, что неблагоприятно для существования многих растений. Для пустынь характерны сероземы и серо-бурые пустынные почвы.

Различают два климатических типа пустынь: пустыни, где осадки выпадают понемногу более или менее равномерно по сезонам, и пустыни, где основная масса осадков выпадает весной. Эти типы пустынь резко различаются по растительному покрову.

В отношении характера субстрата различают пустыни песчаные, глинистые, солончаковые и каменистые (щебнистые). Каждый из этих эдафических типов пустынь имеет особый, своеобразный растительный покров. Наиболее распространены в России и сопредельных государствах песчаные пустыни, довольно велики площади глинистых пустынь. Остальные типы встречаются реже.

Растения пустынь. В пустынях встречаются разнообразные жизненные формы растений: полукустарники, кустарники, многолетние и однолетние травы и даже деревья. Особенно характерны полукустарники. У этих растений нижняя часть одревесневшая, многолетняя, а побеги текущего года отмирают к зиме почти на всем протяжении. Полукустарники представлены в пустынях рассматриваемой нами территории различными видами полыней и растениями из семейства маревых. Настоящие кустарники встречаются главным образом в песчаных пустынях. К числу травянистых растений относятся прежде всего многолетники-эфемероиды (например, некоторые злаки и осоки) и однолетники-эфемеры. Из деревьев в пустынях распространены только некоторые виды саксаула.

Многие наиболее распространенные пустынные растения относятся к семейству маревых. Это характерная особенность флоры пустынь России и сопредельных государств. В растительном покрове всех остальных природных зон нашей страны виды данного семейства большой роли не играют.

Почти все растения пустынь способны хорошо переносить продолжительную и сильную засуху. Пути приспособления к засухе у разных растений различны.

Одно из таких приспособлений — *безлистность (афиллия)*. В этом случае листья либо совершенно не развиваются, либо имеют вид едва заметных чешуек. Функции фотосинтеза выполняют тонкие зеленые стебли текущего года (например, у саксаула). Отсутствие настоящих широких листьев сильно уменьшает общую испаряющую поверхность растения, благодаря чему сокращаются потери влаги.

Другое приспособление к перенесению засухи — *сбрасывание побегов текущего года и листьев* с наступлением летней жары (такое явление наблюдается, например, у некоторых полыней). Это тоже сильно уменьшает испарение.

Своеобразно приспособляются к перенесению засухи суккуленты: они накапливают запасы воды в своей надземной части (для этого служит особая водоносная ткань).

Особый путь приспособления наблюдается у эфемеров и эфемероидов. Они, развиваясь весной, как бы «уходят» от летней засухи. Неблагоприятное сухое время года эти растения переносят в виде семян (эфемеры) или многолетних мясистых подземных органов, находящихся в почве (корневищ, луковиц, клубней и т.д.). По своей природе как эфемеры, так и эфемероиды являются мезофитами.

Специфическую группу пустынных растений составляют *фреатофиты* (растения-насосы). Они нормально развиваются только в том случае, если их корни достигают уровня грунтовых вод. Фреатофиты несколько не страдают от летней засухи, так как всегда обеспечены влагой. Они зеленеют и цветут в самый разгар лета. Примером растений такого типа может быть полукустарник верблюжья колючка (*Alhagi pseudalhagi*), корни которого способны проникать в грунт на глубину 10–15 м.

Для растений пустынь характерно то, что их надземная часть по своей массе во много раз меньше подземной. Пустынные растения большей своей частью погружены в почву.

Среди растений, встречающихся в пустынях, довольно много более или менее солевыносливых, которые могут расти на засоленных почвах. Есть и настоящие галофиты, способные переносить сильное засоление.

Подзоны пустынь. В пределах зоны пустынь выделяют три подзоны: полупустыни, северные глинистые пустыни и южные глинистые пустыни.

Подзона полупустынь — самая северная. Она представляет собой переходную полосу между степью и пустыней. Фитоценозы образованы как степными узколиственными дерновинными злаками (например, ко-

вылями), так и пустынными полукустарниками (видами полыни и др.). Те и другие растут совместно.

Однако растительный покров на положительных и отрицательных формах микрорельефа сильно различается. На микроповышениях, где почвы более сухие, преобладают полукустарники и образуются фитоценозы, характерные для пустыни. В микропонижениях, где почвы более влажные, господствуют дерновинные злаки и развиваются степные фитоценозы. При хорошо выраженном микрорельефе растительный покров имеет пятнистый характер. Пятна полупустынной, пустынной и степной растительности чередуются между собой, образуя пеструю мозаику.

Подзона северных глинистых пустынь характеризуется тем, что осадки здесь выпадают понемногу и более или менее равномерно на протяжении года. Растительный покров разрежен, всюду видна поверхность почвы, не покрытая растениями. Господствуют полукустарники, растущие в виде низких приземистых подушек округлой формы. Эта группа растений представлена различными полынями и видами семейства маревых (их называют солянки). Из полыней особенно распространена полынь белой земли (*Artemisia terrae-albae*), растущая в виде подушек тусклого серовато-зеленоватого цвета.

В группе солянок можно назвать лебеду седую, или кок-пек (*Atriplex cana*), анабазис солончаковый, или биюргун (*Anabasis salsa*), анабазис безлистный, или итсегек (*Anabasis aphylla*) (рис. 106). Эти растения также растут в виде подушек. У некоторых из них листья имеют вид мелких чешуек или вовсе не развиты, а функции фотосинтеза выполняют молодые зеленые стебли. Солянки — хорошие кормовые растения, их охотно поедает скот (овцы и верблюды). По особенностям растительного покрова северные глинистые пустыни называют полынно-солянковыми. Пустыни такого типа широко распространены в южной части Казахстана.

Подзона южных глинистых пустынь характеризуется тем, что основная масса осадков здесь выпадает весной, летом же их совершенно не бывает в течение 3—4 мес. Зима в этой подзоне сравнительно теплая, солнечная, обычно бесснежная. В растительном покрове господствуют эфемероиды — некоторые многолетние злаки и осоки. Они развиваются только весной, когда почва достаточно влажная. В это время пустыня напоминает зеленый газон. Растения образуют сплошной, но довольно низкий покров. Это превосходное пастбище для скота. С наступлением летней засухи надземная часть растений отмирает и почва обнажается. Летом здесь не видно никаких растений. В пустыне такого типа особенно распространен злак мятлик луковичный и осока короткостолбиковая (*Carex pachystylis*). Оба растения довольно мелкие, невысокие. Во время летней засухи у них сохраняются живыми только

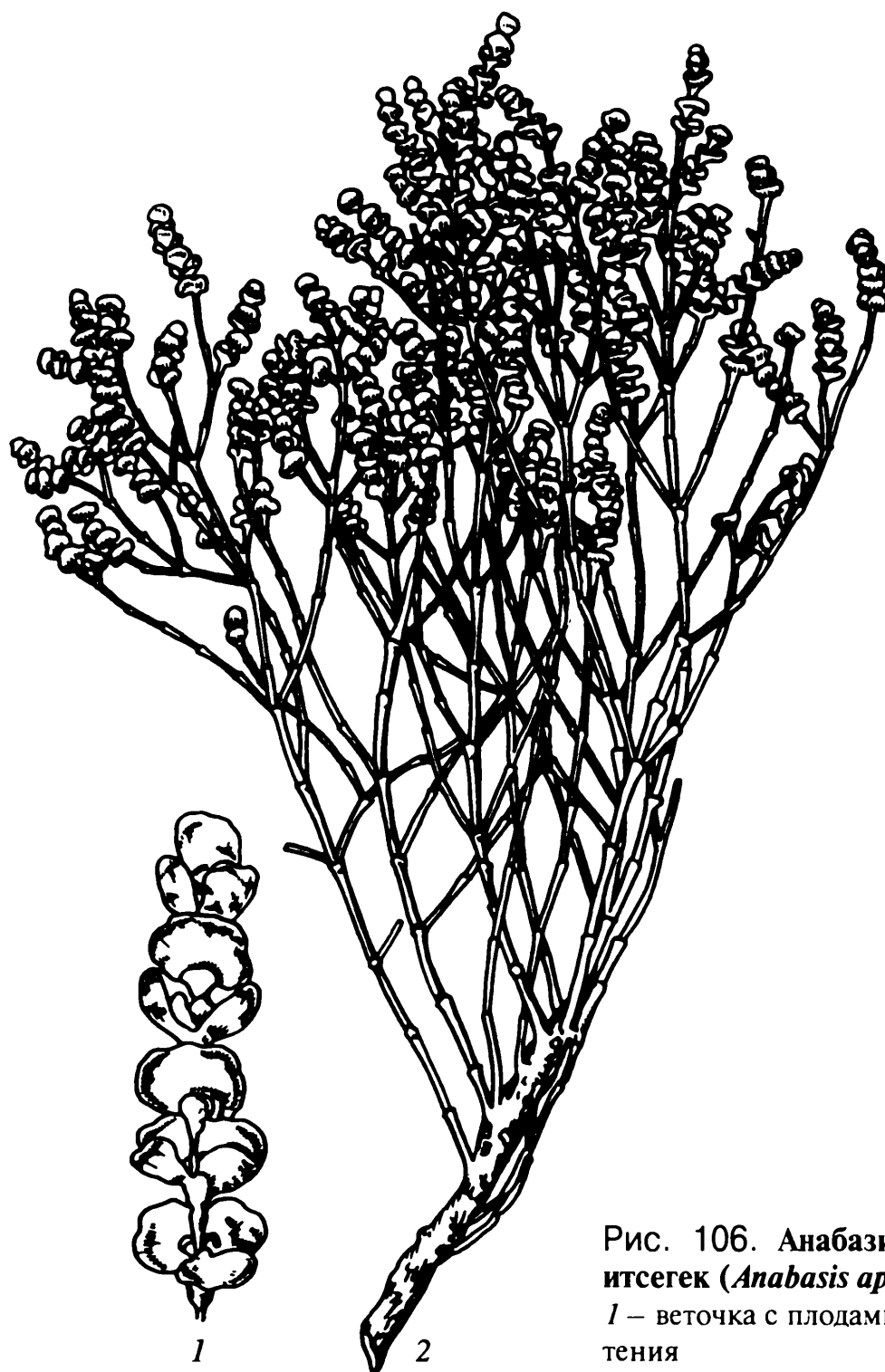


Рис. 106. Анабазис безлистный, или
итсегек (*Anabasis aphylla*)

1 — веточка с плодами; 2 — общий вид растения

подземные органы, расположенные неглубоко в почве. Южные глинистые пустыни получили название эфемеровых. Они распространены только на крайнем юге Средней Азии, причем на сравнительно небольшой территории.

Совершенно особый, своеобразный тип представляют собой песчаные пустыни. Они занимают очень большую площадь (Каракумы, Кызылкумы и др.) и располагаются в тех районах, где основная масса осадков выпадает весной. Песчаная пустыня — это множество крупных барханов, покрытых кустарниками. Заросли кустарников сравнительно густые и нередко достигают высоты человеческого роста. Пески в усло-

виях пустыни содержат больше влаги, чем суглинистые и глинистые почвы, вследствие чего растительный мир здесь особенно богат.

Среди кустарников песчаной пустыни следует назвать в первую очередь представителей рода джузгун (*Calligonum*). Все они имеют крайне слабо развитые листья, напоминающие очень мелкие чешуйки, и оригинальные плоды — рыхлые рыжеватые шарики (рис. 107).

Помимо джузгуна в песчаной пустыне встречаются также различные другие кустарники и маленькие деревья, например песчаная акация (*Ammodendron conollyi*), чингиль (*Halimodendron halodendron*), эremosпартон (*Eremosparton flaccidum*) и др.

В песчаной пустыне растет и настоящее дерево — белый саксаул (*Haloxylon persicum*). Внешний вид саксаула очень своеобразен.

Ствол его извилистый, узловатый, крона очень рыхлая и состоит в основном из тонких зеленых веточек, свободно свисающих вниз как плети (поэтому дерево почти не дает тени).

Весной в песчаной пустыне на почве развивается сплошной зеленый покров трав. Особенно обильна здесь миниатюрная осока раздутая, или илак (*Carex physodes*). Отличительная особенность этой осоки — крупные рыжевато-коричневатые мешочки овальной формы, расположенные небольшой группой на конце стебля (рис. 108). Осока раздутая относится к числу эфемероидов. Она зеленеет только весной, а к лету ее надземная часть засыхает. Это растение имеет важное кормовое значение. В песчаной пустыне встречаются и однолетние эфемеры, например злак мортук Бонапарта (*Eremopyron buonapartis*), малькольмия крупноцветная (*Malcolmia grandiflora*), рогозавник серповидный. Все эти растения с наступлением лета засыхают, завершив свой жизненный цикл и рассеяв семена.

Таков в общих чертах растительный мир песчаной пустыни. Следует подчеркнуть, что речь шла только о неподвижных, закрепленных



Рис. 107. Джузгун (*Calligonum* sp.)
Ветви с плодами

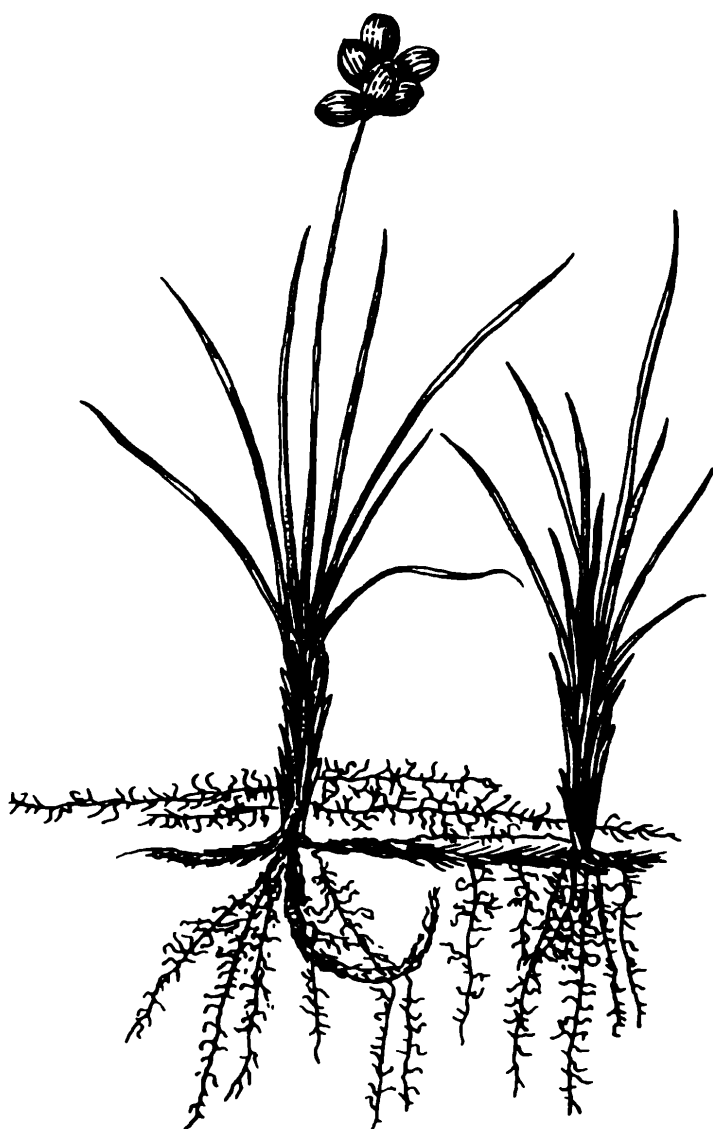


Рис. 108. Осока раздутая, или илак (*Carex physodes*)

песках, где растительный покров находится в своем естественном состоянии. При слишком сильном выпасе скота покров растений разрушается и песок приходит в движение. Конечная стадия этого процесса — обнаженные сыпучие пески, перевеваемые ветром. На таких подвижных барханах с течением времени поселяются некоторые специфические растения-пионеры, которые способствуют закреплению песка, например злак селин (*Aristida karelinii*). Однако восстановление растительности происходит очень медленно и с большим трудом.

В нашей стране распространены также солончаковые или сочно-солянковые пустыни, которые не занимают больших площадей. Они развиваются на сильно засоленных влажных почвах в понижениях, бессточных котловинах и т.п. Здесь господствуют суккулентные галофиты из семейства маревых: сарсазан (*Halocnemum strobilaceum*), солерос (*Salicornia europaea*) (рис. 109), поташник (*Kalidium caspicum*), некоторые виды шведки (*Suaeda*), петросимонии (*Petrosimonia*) и др. Эти растения называют сочными солянками. Растительный покров солончаковой пустыни обычно довольно густой, сплошной. Однако он об-

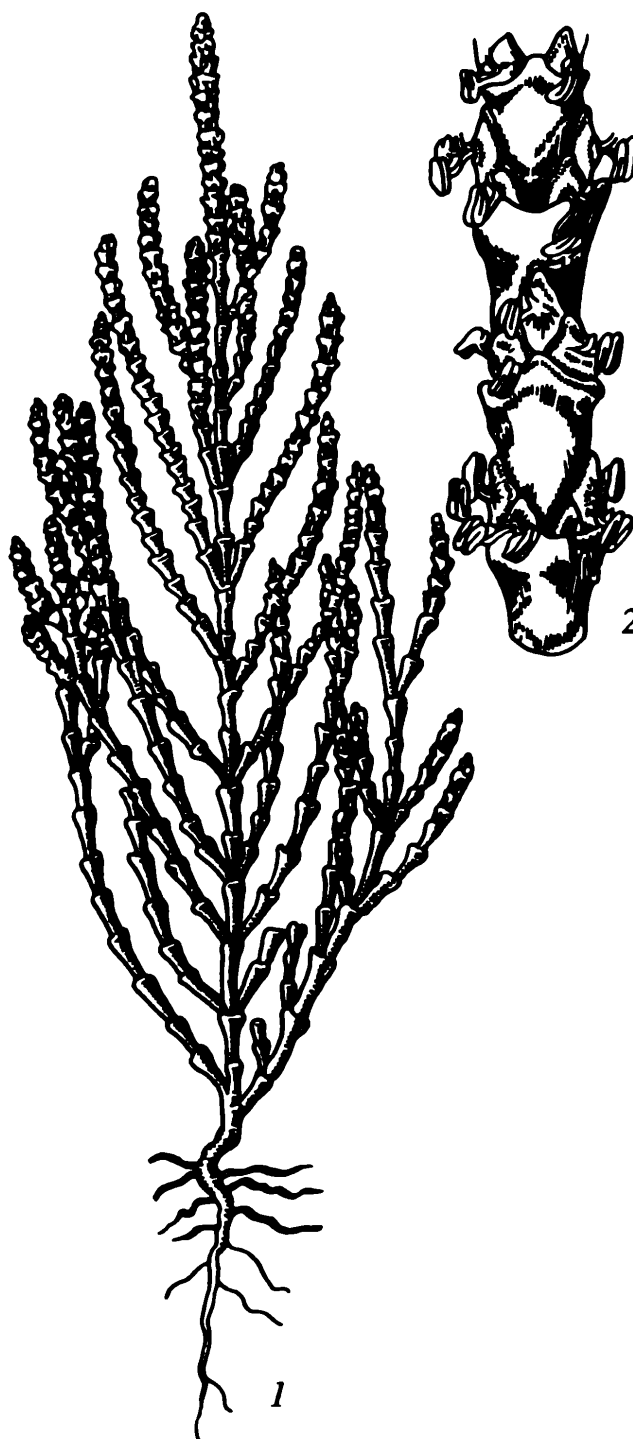


Рис. 109. Солерос (*Salicornia europaea*)

1 – общий вид растения; 2 – часть соцветия

разован лишь очень немногими видами (обычно двумя-тремя, а иногда даже одним). Растения здесь постоянно обеспечены влагой и вегетируют с весны до поздней осени. Отмирают они только с наступлением морозов.

Вопросы по теме «Зональность растительного покрова и ее характеристика»:

1. Растительные зоны и высотная поясность растительного покрова.
2. Изменение климатических условий при переходе от тундровой зоны к зоне пустынь.

3. Определение зональной, интразональной и экстразональной растительности.
4. Природные условия зоны тундр и ее растительность.
5. Особенности флоры и растительности тундры.
6. Подзоны зоны тундр.
7. Природные условия лесной зоны и особенности лесных фитоценозов.
8. Основные лесообразующие породы деревьев.
9. Подзоны лесной зоны и их особенности.
10. Вторичные леса.
11. Природные условия степной зоны и участие степных видов растений в сложении фитоценозов.
12. Подзоны степной зоны и их характеристика.
13. Природные зоны пустынь и основные типы пустынь по характеру субстрата.
14. Растения пустынь. Жизненные формы и различные приспособления к перенесению засухи.
15. Подзоны пустынь и их особенности.

ИНТРАЗОНАЛЬНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Растительность лугов

Лугами называют пространства, где растительный покров более или менее густой и образован травянистыми мезофитами. Луга широко используются в народном хозяйстве как сенокосы и пастбища. На лугах выделяют несколько хозяйственно-ботанических групп растений: злаки, осоки, бобовые, разнотравье (представители различных семейств двудольных, за исключением бобовых). Эти группы различаются между собой в отношении кормовой ценности. Наиболее ценятся злаки и бобовые, меньше — разнотравье, еще меньше осоки.

Луга распространены как в горах, так и на равнинах. Мы рассмотрим только равнинные луга, поскольку именно они являются интразональной растительностью.

Среди равнинных лугов различают пойменные (или заливные), и внепойменные (или материковые). Последние, в свою очередь, подразделяются на суходольные, располагающиеся на повышенных дренированных участках, и низинные, занимающие влажные понижения.

Суходольные луга распространены главным образом в лесной зоне. По своему происхождению они являются вторичными. Эти луга возникли на месте уничтоженных лесов и существуют лишь благодаря тому, что подвергаются регулярному сенокосу или выпасу скота. То и другое препятствует естественному восстановлению леса, так как при этом постоянно уничтожается подрост деревьев. Суходольные луга, образовавшиеся на месте леса, называют послелесными.

Большинство лугов такого типа образовалось на месте хвойных лесов, на довольно бедных почвах. Травяной покров этих лугов густой, но сравнительно низкий. Он формируется мелкими злаками и разнотравьем, бобовых мало. Из злаков наиболее характерны душистый колосок (*Anthoxanthum odoratum*) и полевица тонкая (*Agrostis tenuis*). Среди разнотравья можно назвать лапчатку серебристую (*Potentilla argentea*), нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*), различные виды манжеток (*Alchemilla*) и т.д. Суходольные луга, возникшие на месте хвойных лесов, — малоценные кормовые угодья. Урожайность их низкая, а кормовая масса посредственного качества.

Совершенно иные суходольные луга встречаются на юге лесной зоны. Они образовались на месте широколиственных лесов. Почвы здесь довольно богатые, и растительный покров создан растениями, которые требовательны к почвенному плодородию. Кормовая масса таких лугов хорошего качества, а урожайность сравнительно высока.

Низинные луга развиваются в понижениях рельефа на сильно увлажненных почвах, которые хорошо обеспечены питательными веществами. Травяной покров их густой и высокий, наряду с мезофитами присутствуют и гигрофиты (таволга вязолистная, крупные влаголюбивые осоки и др.).

Пойменные луга располагаются по низким берегам рек, которые заливаются водой при весеннем паводке. В поймах крупных рек (Волга, Ока и др.) луга такого типа нередко занимают обширные площади.

Условия существования растений в пойме своеобразны. Пойменные территории подвергаются более или менее продолжительному затоплению водой во время паводка (до двух-трех недель). Паводковые воды приносят множество мелких минеральных частиц, которые оседают на поверхности почвы, образуя наилкок. Этот осадок содержит много питательных веществ, и поэтому почвы пойменных лугов достаточно богатые. Слой наилка, отложившегося за один сезон, может достигать 5–10 см и даже более. Воздействие затопления и отложение наилка в значительной степени определяют видовой состав растений на пойменных лугах.

В пойме выделяют три части: прирусловую (ближайшую к руслу реки), центральную и притеррасную (примыкающую к надпойменной террасе). Наиболее обширна центральная пойма, остальные значительно меньше по площади.

Условия существования растений в разных частях поймы весьма различаются, и это служит причиной различий в растительном покрове.

Прирусовая пойма — наиболее приподнятая и сухая. Она сложена более или менее рыхлыми песчаными наносами. В растительном покрове господствуют корневищные злаки: кострец безостый (*Bromopsis inermis*), пырей ползучий (*Agropyron repens*), вейник наземный

(*Calamagrostis epigeios*). Особенно характерен кострец, который нередко растет в большом количестве, образуя кострцовые луга. Бобовых в этой части поймы сравнительно мало. Здесь встречается, например, люцерна серповидная (*Medicago falcata*). Немного также и разнотравья: порезник промежуточный (*Libanotis intermedia*), бутень Прескотта (*Chaerophyllum prescottii*) и др. Луга прирусловой поймы считаются хорошими сенокосами. Они дают много кормовой массы сравнительно высокого качества.

Центральная пойма располагается несколько ниже прирусловой. Почвы здесь большей частью супесчаные и суглинистые, достаточно влажные и в то же время хорошо дренированные. Условия увлажнения и почвенного питания в этой части поймы особенно благоприятны. Видовой состав растений очень богат. Встречается много злаков, бобовых и разнотравья. Злаков можно насчитать до десятка видов. Это преимущественно рыхлокустовые злаки: овсяница луговая (*Festuca pratensis*), тимopheевка луговая (*Phleum pratense*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), мятлик луговой (*Poa pratensis*). Довольно велико и разнообразие бобовых: различные виды клевера (луговой, ползучий, средний, гибридный, горный и др.), а также чина луговая (*Lathyrus pratensis*), мышиный горошек (*Vicia cracca*) и др. Такого большого количества видов бобовых не встречается в других частях поймы. Важно отметить, что на лугах центральной поймы наблюдается оптимальное соотношение двух наиболее ценных в кормовом отношении групп растений — злаков и бобовых (тех и других достаточно много). Осок здесь почти нет, но разнотравье хорошо представлено: герань луговая (*Geranium pratense*), борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum*), горичвет кукушкин (*Coronaria flos-cuculi*), разные виды лютиков и т.д. Кормовая ценность лугов центральной поймы особенно велика, они дают много растительной массы высокого качества.

Притеррасная пойма — самая низкая и наиболее влажная. Почвы тяжелосуглинистые, местами сильно увлажненные. Здесь обычно есть выходы грунтовых вод у подножия надпойменной террасы, что и создает повышенное увлажнение. В растительном покрове большую роль играют осоки, например осока пузырчатая (*Carex vesicaria*), вздутая (*Carex rostrata*), острая (*Carex acuta*) и др. Из злаков обычны двукисточник тростниковидный (*Digraphis arundineacea*), манник наплывающий (*Glyceria fluitans*), щучка, или луговик дернистый (*Deschampsia cespitosa*), и др.; последний относится к числу плотнокустовых и, как и осоки, плохо поедается скотом. Бобовых почти нет, но разнотравья довольно много (таволга вязолистная, шлемник обыкновенный, зюзник европейский и др.). Луга этой части поймы — малоценные кормовые угодья, что обусловлено прежде всего обилием осок.

Таковы в общих чертах главнейшие особенности пойменных лугов. Мы рассмотрели их на примере пойменных лугов средней полосы европейской части России и сопредельных государств.

Географическое распространение пойменных лугов довольно широко. Они встречаются по всей стране в поймах рек разных природных зон, но особенно распространены в лесной зоне. В подзоне хвойных лесов, на таежном Севере — это единственные природные кормовые угодья высокого качества (хорошие сенокосы). Пойменные луга в разных природных зонах и даже в разных регионах одной и той же зоны несколько различаются по растительности. На этих различиях мы не будем останавливаться.

Следует добавить, что площади пойменных лугов в нашей стране в последние десятилетия сильно сократились. Значительные массивы лугов распаханы под посевы и посадки различных сельскохозяйственных культур (кукуруза, капуста и др.). Огромные площади пойменных лугов затоплены при создании водохранилищ.

Растительность болот

Болотами называют пространства, где почвы сильно увлажнены, но нет свободной водной поверхности на сколько-нибудь значительной площади. Растительный покров болот образован гигрофитами, которые относятся к разнообразным жизненным формам (деревья, кустарники и кустарнички, многолетние травы, мхи). Видовой состав растений и состав жизненных форм на разных болотах существенно различаются.

Общим для всех болот является большое количество воды в почве (и соответственно недостаток кислорода). Однако содержание питательных веществ в почве разных болот различно. Именно на этом основана классификация болот.

Выделяют три основных типа болот: верховые (олиготрофные), переходные (мезотрофные) и низинные (эвтрофные). Рассмотрим подробнее каждый из этих типов.

Верховые болота располагаются обычно на плоских повышенных водораздельных пространствах. Растительный покров здесь развивается на слое торфа, который имеет мощность от 1–2 до 10–15 м. Торф представляет собой материал органического происхождения (не полностью разложившиеся растительные остатки). Условия существования растений на верховом болоте своеобразны. Переувлажненный торф почти не содержит кислорода, он крайне беден питательными веществами и имеет сильно кислую реакцию. Исключительная бедность торфа элементами питания растений обусловлена тем, что верховые болота получают воду и минеральные вещества только из атмосферы,

т.е. с выпадающими осадками. Болота этого типа называют болотами атмосферного питания. Хотя на дне болота, под слоем торфа, залегает минеральный грунт, болотные растения не могут извлекать оттуда питательные вещества, так как их корни проникают очень неглубоко в торф. Кроме того, в торфяной толще, пересыщенной влагой, нет никакого передвижения воды, в том числе в направлении от минерального «дна» к поверхности. На верховых болотах увлажнение застойное.

В крайних, экстремальных условиях верхового болота могут существовать лишь немногие виды растений.

Характерная особенность верховых болот — сплошной светло-зеленый ковер сфагновых мхов. Поэтому болота такого типа называют сфагновыми. На ковре сфагнума развиваются все остальные растения. Из древесных пород здесь встречается почти исключительно сосна обыкновенная. Однако она имеет вид сильно угнетенных маленьких деревьев, а иногда принимает кустарниковую форму. В особо неблагоприятных условиях над поверхностью сфагнового ковра поднимаются только отдельные веточки сосны с живой хвоей, все остальное погружено в торф. Помимо сосны на верховых болотах изредка можно встретить березу, а в некоторых районах страны, например в Западной Сибири, — маленькие, угнетенные деревца сосны сибирской.

Кустарники и кустарнички верхового болота немногочисленны: багульник болотный (*Ledum palustre*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), болотный мирт, или кассандра (*Chamaedaphne calyculata*), подбел (*Andromeda polifolia*). Сюда же относится клюква (*Oxycoccus palustris*) — очень маленький кустарничек, тонкие стебельки которого распростерты по поверхности сфагнового ковра.

Травянистые растения верхового болота представлены лишь немногими видами. Часто доминирует пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*) (рис. 110), образующая плотные кочки. Нередко встречается морошка, которая широко распространена также в тундре. Здесь же можно встретить и насекомоядное растение росянку круглолистную (*Drosera rotundifolia*) (рис. 111).

Торф верхового болота очень беден минеральными веществами. При сгорании в топках он дает мало золы. Это хорошее топливо. Однако в качестве удобрения такой торф совершенно непригоден. При внесении в почву он сильно ее подкисляет.

В географическом распространении верховых болот обнаруживается определенная закономерность. Они развиваются только в условиях достаточно влажного климата, при сравнительно большом количестве выпадающих осадков. Их можно встретить главным образом в лесной зоне.

Низинные болота располагаются в понижениях рельефа — там, где есть выходы грунтовых вод. Это болота грунтового питания. Растения на низинных болотах хорошо обеспечены питательными веществами,



Рис. 110. Пушица влагалищная
(*Eriophorum vaginatum*)

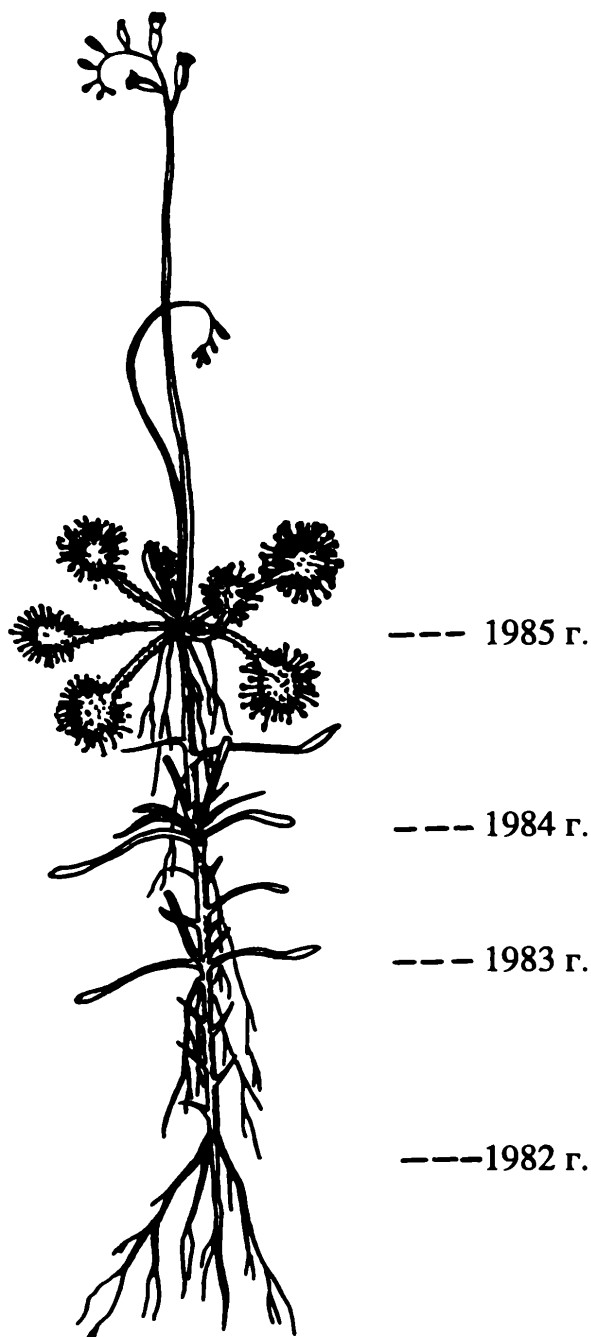


Рис. 111. Росянка круглолистная
(*Drosera rotundifolia*)

Показан вертикальный прирост по годам

а торф не имеет кислой реакции. В целом условия существования растений на низинных болотах значительно более благоприятны, чем на верховых.

Видовой состав растений низинных болот довольно богат. Основу растительного покрова составляют крупные травы-гигрофиты. Поэтому низинные болота называют травяными. Среди травянистых растений нужно назвать в первую очередь тростник обыкновенный (*Phragmites australis*) (рис. 112). Этот крупный злак нередко образует обширные заросли на низинных болотах, достигая высоты человеческого роста и даже более. Широко распространены различные крупные



Рис. 112. Тростник обыкновенный (*Phragmites australis*)

1 — общий вид растения; 2 — элементарный колосок; 3 — соцветие метелка

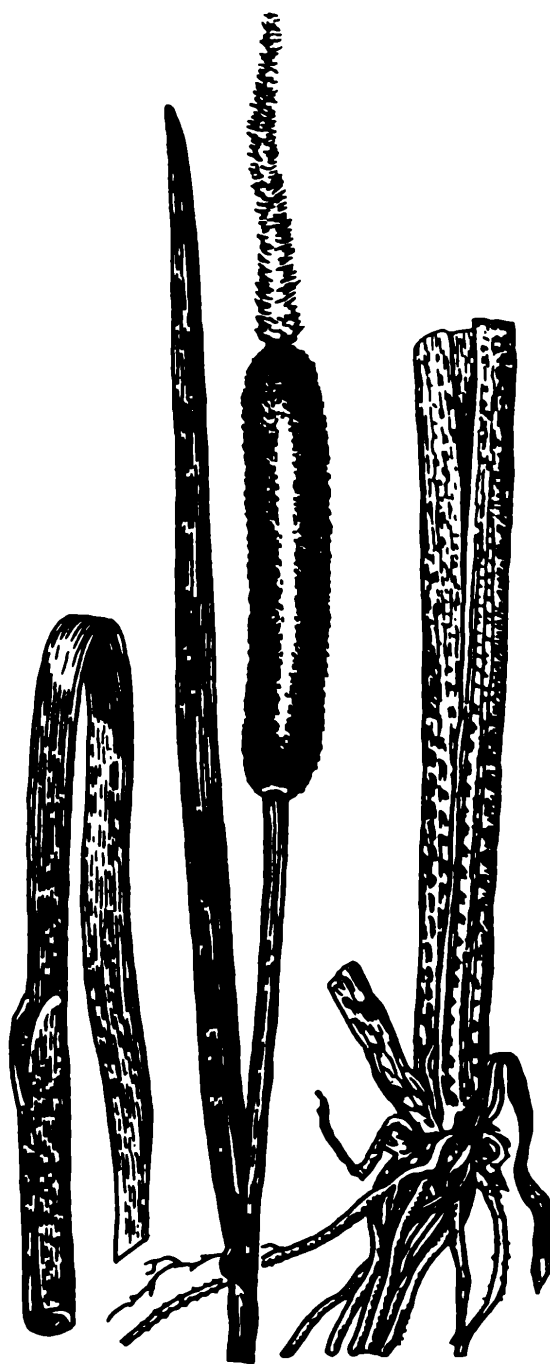


Рис. 113. Рогоз широколистный (*Typha latifolia*)

осоки (дернистая, пузырчатая, острая и др.). Нередко встречаются и другие травы-гигрофиты: рогоз широколистный (*Typha latifolia*) (рис. 113), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), ирис болотный (*Iris pseudacorus*), сабельник болотный (*Comarum palustre*).

Из деревьев на низинных болотах чаще всего встречается черная, или клейкая, ольха (*Alnus glutinosa*). Можно встретить и некоторые другие деревья: березу пушистую, ель европейскую, ясень обыкновенный.

Обычны на низинных болотах и кустарники. Это главным образом различные виды ивы: пепельная (*Salix cinerea*), ушастая (*Salix aurita*), пятитычинковая (*Salix pentandra*) и др.

На болотах рассматриваемого типа нередко развивается моховой покров из зеленых (не сфагновых) мхов. Все эти мхи, как и другие растения низинных болот, являются не только гигрофитами, но также и эвтрофами.

Торф низинного болота отличается высокой зольностью и поэтому совершенно непригоден как топливо (обильная зола сильно засоряет топки). Однако он служит превосходным удобрением.

Низинные болота в отличие от верховых имеют широкое географическое распространение. Они встречаются во всех природных зонах, даже в зоне пустынь. Болота этого типа развиваются повсюду, где есть выходы грунтовых вод. Их распространение совершенно не связано с климатом.

Переходные болота сочетают в себе признаки как верховых, так и низинных болот. Эти болота — мезотрофные, они характеризуются средней обеспеченностью питательными веществами. В растительном покрове встречаются виды как верховых, так и низинных болот. Нередко развит покров сфагновых мхов, а на его фоне растут крупные травы, свойственные низинным болотам. Переходные болота бывают как открытыми, безлесными, так и облесенными. Из деревьев встречаются береза, сосна, изредка ель. Болота данного типа чаще всего располагаются по окраинам верховых болот. Они особенно распространены в лесной зоне.

Пути формирования болот разнообразны. Болота могут образоваться вследствие заболачивания суши, зарастания водоемов, нарастания сплавины на водную поверхность.

В начале своего формирования болото относится к низинному типу, затем, по мере накопления торфа, переходит в стадию переходного. Когда торф достигнет значительной мощности, болото становится верховым. Такая последовательность стадий при развитии болота является общим правилом.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОДОЕМОВ

Растения населяют не только сухопутные местообитания. Некоторые из них развиваются в воде. Рассмотрим кратко растительный мир пресноводных водоемов — озер, прудов и т.д. В нашей стране эти своеобразные по условиям жизни растений местообитания занимают значительную площадь.

В состав водной растительности входят только растения, приспособленные к жизни в водной среде. Многие из них относятся к

цветковым растениям, но некоторые принадлежат и к другим отделам растительного царства (водоросли, мхи, хвощи, папоротники).

Растительность водоемов в гораздо меньшей степени, чем растительность суши, зависит от климатических условий местности. Водные растения всегда хорошо обеспечены влагой, и это определяет их относительную независимость от влажности климата (количества выпадающих осадков). Многие водные растения имеют очень широкое географическое распространение, встречаясь в разных природных зонах — от тундры до пустыни.

Разные растения занимают в водоеме различное положение. Некоторые из них укореняются на дне, а их стебли с листьями целиком погружены в воду. Сюда относятся, например, элодея канадская (*Elodea canadensis*), многие виды рдестов (*Potamogeton*) и т.д. Среди водных растений есть и такие, которые укореняются на дне, а листья их плавают на поверхности воды. Примером могут быть кувшинка (*Nymphaea alba*) и кубышка (*Nuphar luteum*).

В водоемах встречаются также растения, которые совершенно не прикреплены ко дну и свободно плавают на поверхности воды. В качестве примера можно назвать водокрас (*Hydrocharis morsus-ranae*) и ряску малую (*Lemna minor*). К растениям такого типа принадлежит и замечательный водный папоротник сальвиния плавающая (*Salvinia natans*).

Некоторые растения водоемов укореняются на дне, но погружены в воду не целиком, а только своей нижней частью. Их стебли с листьями и цветками более или менее возвышаются над поверхностью воды, т.е. развиваются в воздушной среде. К растениям такого рода принадлежат, например, тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), камыш озерный (*Scirpus lacustris*), стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*), хвощ приречный (*Equisetum fluviatile*) и др.

Разные виды водных растений (из числа тех, которые укореняются на дне) приспособлены к жизни на различной глубине. Одни виды растут только там, где мелко, другие же на более глубоких местах и т.д. В направлении от берега водоема к его центру, по мере увеличения глубины, одни растения сменяются другими. На достаточно большой глубине никакие водные растения вообще не встречаются.

В жизни водных растений большое значение имеет содержание растворенных в воде питательных веществ. От этого в сильной степени зависит видовой состав растений, обитающих в том или ином водоеме. Водоемы, где в воде мало питательных веществ, резко отличаются по составу растений от водоемов, которые хорошо обеспечены элементами питания (прежде всего азотистыми соединениями).

Многие водные растения способны расти большими скоплениями, образуя густые заросли на дне (например, элодея) или сплошной по-

кров на поверхности воды (ряска малая). Одна из причин этого явления — энергичное размножение растений вегетативным способом. Такой тип размножения широко распространен у обитателей водоемов. Размножение с помощью семян, напротив, обычно не имеет большого значения.

Сезонное развитие водных растений своеобразно. Весной они пробуждаются очень поздно, так как вода прогревается сравнительно медленно. Своеобразны и особенности перезимовки. Поздней осенью, перед зимой, все живые части водных растений, возвышающиеся над водой, отмирают. Что же касается плавающих растений, то они, как и плавающие листья, на зиму погружаются в воду или даже опускаются на дно. В этом состоит своеобразие перезимовки водных растений.

О специфических приспособлениях растений водоемов к жизни в водной среде частично было рассказано в главе «Основы экологии растений».

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ГОРНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Горы занимают около трети территории России и сопредельных государств. Они расположены в разных частях страны, есть во всех природных зонах.

Растительный покров гор отличается исключительным разнообразием. Здесь на относительно небольшом пространстве можно встретить очень многие растительные сообщества. Это объясняется тем, что в горах наблюдается большое разнообразие условий существования растений (склоны разной экспозиции и крутизны, сильно различающиеся по температурному и водному режиму; выходы на поверхность разнообразных горных пород, на которых формируются разные по своим свойствам почвы, и т.д.).

В достаточно крупных горных системах наблюдается хорошо выраженная высотная поясность растительного покрова. В направлении от подножий гор к их вершинам одни пояса растительности сменяются другими. Например, в горах Западного Закавказья наблюдается следующее чередование поясов: влажные субтропические леса, дубовые леса, буковые леса, хвойные леса, субальпийские высокоотравные луга и стланики, низкотравные альпийские луга.

Смена одних поясов растительности другими в горах обусловлена тем, что с подъемом вверх изменяются климатические условия. Климат становится все более и более холодным (на каждые 100 м подъема среднегодовая температура снижается на 0,5—1,0 °C). Изменяется количество выпадающих осадков (в разных случаях по-разному). Вегетационный период по мере увеличения высоты делается все короче. В то время, когда у подножий гор уже наступило лето, на больших высотах еще только

сходит снег и начинается весна. На очень больших высотах вегетационный период вообще отсутствует и горы покрыты вечными снегами.

Общая картина изменения растительного покрова по мере подъема в горы следующая. Растительность предгорий и низкогорий относительно мало отличается от той, которая распространена на прилегающих равнинах. Однако растительность среднегорных поясов, особенно при значительном количестве осадков, достаточно своеобразна. Например, в горах Средней Азии (Чаткальский и Ферганский хребты) среднегорный пояс образуют леса из грецкого ореха и елово-пихтовые, которые резко отличаются от растительных сообществ других поясов.

Большим своеобразием отличается растительность высокогорий (выше верхней границы леса). В самых верхних поясах гор растения обычно низкорослы, стелются по поверхности почвы, листья их часто собраны в розетку. Широко распространены растения подушковидной формы; деревья и кустарники имеют форму стлаников (различные рододендроны, березы, ивы и др.).

Рассмотрим подробнее высотную поясность растительности в горах. Каждый высотный пояс образован определенным типом растительности (горные тундры, горные степи, хвойные леса и т.д.). Именно такая растительность занимает в пределах пояса наибольшую площадь, развиваясь в типичных условиях (на мелкоземистых склонах при атмосферном увлажнении). Местообитания подобного типа называют горным плакором.

В разных горных системах России и сопредельных государств набор высотных поясов растительности, последовательность их чередования существенно различаются. В этом отношении наблюдается большое разнообразие. Однако можно обнаружить и определенные закономерности.

Число поясов растительности в горах, если они достаточно высокие, определяется прежде всего широтным положением горной системы. Горы, расположенные в северных районах (например, Северный Урал), имеют меньшее число поясов, чем горы южных районов (Тянь-Шань). Для более южных гор имеет значение также и их высота (чем выше горы, тем больше число поясов).

В горных системах обычно присутствует лесной пояс. Однако в разных случаях он занимает различное высотное положение. Иногда этот пояс начинается прямо от подножий гор, а выше идут другие пояса (горы Западного Закавказья, Дальнего Востока). Поясность такого рода называют океанической. Если лесной пояс располагается не у подножий гор, а только на определенной высоте, поясность имеет континентальный характер (горы Восточного Закавказья, Средней Азии). Когда лесной пояс в горах вообще отсутствует, поясность является ультраконтинентальной (Памир).

В горах степного класса поясности (горы Крыма, Большого и Малого Кавказа, Алтая и др.) наблюдается довольно большое разнообразие в отношении набора высотных поясов растительности. В качестве примера рассмотрим Крымские горы. Северные склоны Крымских гор примыкают к равнинному степному Крыму и нижний горный пояс образуют лесостепи (луговые красочные степи с редкими дубовыми рощами). Выше идет пояс дубовых лесов, далее пояс буковых лесов. Еще выше располагаются плоские безлесные вершины гор (яйла). Они покрыты травяной растительностью, имеющей черты сходства как с лугами, так и со степями. На южных склонах Крымских гор нижний пояс образуют можжевельново-дубовые и дубовые леса, а также заросли ксерофильных листопадных кустарников (так называемый *шибляк*). Выше располагается пояс сосновых лесов, еще выше буковых лесов, примыкающий к яйле.

К пустынному классу поясности относятся горы Северного и Внутреннего Тянь-Шаня, Восточного (Центрального) Памира и Тувы. Часть горных систем имеет континентальную поясность (Северный Тянь-Шань, горы Тувы). В этих горах лесной пояс располагается на известной высоте. В качестве примера рассмотрим Северный Тянь-Шань. Здесь последовательность поясов такая: пустыни и полупустыни, горные степи, хвойные леса из ели Шренка и пихты Семенова, пояс можжевельнового стланика, пояс высокотравных лугов и, наконец, пояс низкотравных лугов. Последний заканчивается у снеговой линии на высоте 3500–4000 м.

В пределах пустынного класса есть также горы с ультраконтинентальной поясностью (Внутренний Тянь-Шань и Восточный Памир), где из-за крайней сухости климата лесной пояс вообще отсутствует.

К субтропическому классу поясности относятся горы Западного Закавказья, Талыша, Копетдага, Западного Тянь-Шаня, Западного Памира и др. В этом классе есть горы всех трех групп поясности (океаническая, континентальная и ультраконтинентальная).

Остановимся теперь еще на некоторых общих моментах, связанных с высотной поясностью растительности в горах. Как известно, каждый горный хребет имеет два макросклона. Система высотных поясов на разных макросклонах одного и того же достаточно крупного горного хребта неодинакова. Это касается как хребтов, вытянутых в широтном направлении, так и в меридиональном. В первом случае макросклон южной экспозиции сильнее нагревается солнцем и более сухой, чем противоположный. Именно это главным образом и приводит к различиям в особенностях поясности. Примером могут быть горы Крыма, которые уже были нами ранее рассмотрены. Поясность южного макросклона Крымских гор существенно отличается от поясности северного. К этому можно добавить, что если на обоих склонах какого-ли-

бо хребта представлен один и тот же пояс растительности, то на южном склоне он располагается выше, чем на северном.

Что касается горных хребтов, вытянутых вдоль меридиана, то макросклоны западной и восточной экспозиции также отличаются в отношении поясности. Однако причина различий в данном случае иная — условия увлажнения. На большей части территории России и сопредельных государств господствуют западные ветры, которые приносят влагу. Поэтому западные наветренные склоны, как правило, оказываются более увлажненными, а это вызывает различия в особенностях высотной поясности.

Примером могут быть горы Урала. На западном, более влажном, макросклоне встречаются березовые криволесья и широколиственные леса, которых нет на противоположном макросклоне. В то же время лиственничные редколесья и степи, наоборот, развиваются только на восточном, более сухом, макросклоне. Если какой-либо горный хребет расположен поперек движения воздушных масс, несущих осадки, то поясность растительности на его макросклонах всегда не одинакова (наблюдается асимметрия поясности).

В заключение следует сказать, что в пределах каждого пояса растительности в горах распространена не только поясная растительность, развивающаяся на горных плакорах, но и внепоясные растительные сообщества. Последние занимают небольшую площадь и встречаются только в особых условиях (например, вдоль русел рек, на влажных участках у ручьев и т.д.).

Вопросы по теме «Интразональные типы растительности. Высотная поясность. Растительность гор»:

1. Луга как интразональный тип растительности.
2. Классификация лугов.
3. Характеристика суходольных лугов.
4. Характеристика пойменных лугов.
5. Основные части поймы и особенности их флоры и растительного покрова.
6. Болота как интразональный тип растительности.
7. Основные типы болот по способу питания.
8. Особенности флоры разных типов болот.
9. Пути формирования болот и накопление торфяной залежи.
10. Растения водоемов и их различные приспособления к жизни в водной среде.
11. Основные факторы, определяющие большое разнообразие растительного покрова гор.
12. Высотная поясность растительности в горах и ее особенности.
13. Основные классы поясности.

- Агаханянц О.Е.* Ботаническая география СССР. Минск: Вышэйш. шк., 1986. 175 с.
- Алехин В.В.* Растительность СССР в основных зонах. М.: Сов. наука, 1951. 512 с.
- Вальтер Г.* Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 264 с.
- Васильев А.Б., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.Н.* Ботаника. Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978. 478 с.
- Горышина Т.К.* Экология растений. М.: Высш. шк., 1979. 368 с.
- Еленевский А.Г., Соловьева М.П., Тихомиров В.Н.* Ботаника: систематика высших, или наземных, растений. М.: Издат. центр «Академия», 2000. 432 с.
- Жизнь растений.* В 6-ти т. М.: Просвещение, 1974. Т. 1. 487 с.; 1976. Т. 2. 479 с.; 1977. Т. 3. 487 с.; 1978. Т. 4. 447 с.; 1980. Т. 5, ч. 1. 430 с. 1981. Т. 5 ч., 2. 511 с.; 1982. Т. 6. 543 с.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А.* Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2002. 240 с.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Фитоценология. СПб: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997. 316 с.
- Культиасов И.М.* Экология растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982. 384 с.
- Курнишкова Т.В., Петров В.В.* География растений с основами ботаники. М.: Просвещение, 1987. 207 с.
- Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. 3-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. 352 с.

- Работнов Т.А.* История фитоценологии. М.: Аргус, 1995. 158 с.
- Рэйвн П., Эверт Р., Айкхорн С.* Современная ботаника: В 2-х т. М.: Мир, 1990. Т. 1. 348 с.; Т. 2. 344 с.
- Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
- Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
- Толмачев А.И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.
- Фукарек Ф., Мюллер Г., Шустер Р.* Растительный мир Земли: В 2-х т. М.: Мир, 1982. Т. 1. 136 с.; Т. 2. 184 с.
- Шенников А.П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. 447 с.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* Основные понятия и термины флористики. Пермь: Перм. ун-т, 1991. 80 с.
- Яковлев Г.П., Челомбитько В.А.* Ботаника. М.: Высш. шк., 1990. 367 с.

Аллелопатия 194
Альгофлора 167
Анализ флоры 168
Андроцей 113, 115
Анемофилы 183
Анемохоры 183
Антеридии 67, 87, 88
Антиподы 114, 116
Апекс 33, 42
Апомиксис 145
Ареал 157
— арктоальпийский 163
— дизъюнктивный 161
— замкнутый 161
— космополитный 164
— разорванный 161
— сплошной 161
— циркумбореальный 165
— циркумполярный 164
Архегонии 67, 88
Аски 81, 82
Ассоциация 220
Афиллия 260
Ацидофилы 187
Аэренхима 21

Базифилы 187
Биогеоценоз 226
Биоценоз 226, 227
Боб 120, 133

Болота
— верховые 269
— низинные 270
— переходные 273
Бриофлора 167

Вакуоль 15
Венчик 113, 115
Ветвление
— вильчатое 42
— дихотомическое 42
— ложновильчатое 44
— моноподиальное 43
— побега 42
— симподиальное 44
Взаимоотношения косвенные
— — трансабиотически 194
— — трансбиотические 194
Видовая насыщенность 257
Виды
— автохтонные 169
— аллохтонные 169
— викарные 164
— реликтовые 169
Викаризм 164
Виоленты 201
Вислоплодник 136
Воздушные мешки 108
Волоски 22, 54, 127

- Габитус 42
Галофиты 189
Гаметофит 34, 67, 87, 95
Гелиофилы (гелиофиты) 177
Гемикриптофиты 196
География
— растений 156
— растительности 156
Геотропизм 32
Геофиты 196
Гетерогамия 66
Гиалиновые клетки 91
Гигрофиты 181
Гидрофиты 181
Гинецей 115
Гипантий 130
Гипокотиль 33
Гипотека 73
Гифы 80
Гликофиты 189
Годичные кольца 28, 62
Головка 117
Гонидиальный слой 85
Гормогонии 71
Грибница 80

Двойное оплодотворение 116
Двулетники 44, 127
Деревья
— мелколиственные 241, 242
— широколиственные 241, 242
Дерматоген 36
Диаграмма цветка 116
Дизъюнкция 161
Дихазий 119
Доминанты 201
Древесина 38, 62, 112
Дубравное широколиственное 249

Желудь 120
Жизненная форма 195

Завиток 119
Завязь 115, 123
Зародышевый мешок 116, 123
Заросток 95, 96
Зерновка 120, 155
Зигота 66, 67, 89
Зона
— всасывания 35
— деления 35
— проведения 36
— растяжения 35
Зонтик 117
— сложный 118
Зоохоры 193

Извилины 119
Изидии 85, 86
Изменчивость фитоценозов
— — возрастная 209
— — многолетняя 209
— — сезонная 209
— — суточная 209
Изогамия 66
Интегумент 109, 116
Интина 108, 115

Кальцефилы 186
Кальцефобы 186
Камбий 21
— межпучковый 59
— пучковый 9
Кардинальные точки 174
Кариокinesis 13, 17
Карпофор 136
Кисть 117
Кладодии 46
Клеточная оболочка 15
Климатоп 227
Клон 46

Клубеньковые бактерии 40
Клубни 45
Колленхима 25
Колос 117
— сложный 117
Колосок 117
Колючки 46
Конидии 80, 82
Конкретная флора 168
Консорты 228
Консорции 228
Консументы 227
Континуум 225, 226
Кора
— вторичная 38
— первичная 38
Корзинки 117, 143
— гетерогамные 143
— гомогамные 143
Корневая конкуренция 194
Корневая система
— — мочковатая 38, 39
— — стержневая 38, 39
Корневище 45
Корневые волоски 35
Корни
— боковые 33, 38
— воздушные 41
— вытягивающие 41
— дыхательные 41
— запасающие 40
— придаточные 33, 38, 39
— ходульные 41
Коробочка 92
Костянка 121, 122
— сложная 122
Криофиты 181
Криптофиты 196
Кроющий лист 115, 117
Крылатка 120
Ксероморфоз 181

Ксерофиты 181
Ксилема 38
— вторичная 38
— первичная 38
Кустарники 195, 200
Кустарнички 44, 200
Кутикула 22

Лейкопласты 14
Леса
— светлохвойные 242
— темнохвойные 242
— хвойно-широколиственные 243, 247
— хвойные 242, 243
— широколиственные 249
Лесотундра 240
Лианы 104, 241, 248
Либриформ 25, 62
Листовая
— мозаика 47
— пазуха 42
Листовка 120
— сложная 120
Листья
— простые 51
— сложные 51, 52
Лодикулы 154
Луб 25
Лубяные волокна 25
Луга
— материковые (внепойменные) 266
— низинные 267
— пойменные 267
— суходольные 266
Луковицы 45

Мегаспора 96
Мегаспорангий 96
Мегастробилы 106, 108

- Междоузлия 41
Мезодерма 37
Мезотрофы 184
Мезофиты 181
Мейоз 19, 65
Мерикарпий 136
Меристемы 20, 55
Метаксилема 56, 57
Метамерность 42
Метамеры 42
Метаморфоз 32, 44
Метафлоэма 56
Метелка 117
Методы отображения ареала 158, 159, 160, 161
Мешочек 149
Микориза 40
– эктотрофная 40
– эндотрофная 40, 81
Микосимбиотрофия 40
Микроспора 96
Микроспорангий 96
Микрофитоценозы 205
Митоз 13, 17
Мицелий 80
Мозаичность фитоценозов 205
Монокарпики 134
Моноклимакс 212
Монохазий 118, 119

Неоэндемики 171
Нитрофилы 185
Нуцеллус 108, 114

Обертка 134, 143
Оберточка 134
Однолетние растения 44
Околоплодник 119, 120
Околоцветник
– двойной 115
– простой 115

Олиготрофы 184
Оогамия 67, 75, 76, 79
Оптимум
– фитоценотический 175
– экологический 175
Органы
– аналогичные 32
– вегетативные 31
– гомологичные 32
– репродуктивные 31, 112
Орех 120, 121
Орешек 120, 149
Ость 153, 154

Палеоэндемики 171
Паразитизм 193
Парцеллы 205
Пациенты 202
Пейноморфоз 181
Перекасти-поле 257
Переходное строение стебля 59
Периблема 36
Перидерма 22, 63
Перицикл 38
Пестик 113, 115, 123
Плакор 234
Пластиды 13, 14
Плейохазий 119
Плерома 36
Плети 46
Плод 119
Плодник 123
Плодолистик 113, 123
Площадь выявления основных признаков фитоценоза 206
Побег 41
Побеги
– боковые 42, 148
– невлагалищные 149, 151
– внутривлагалищные 149, 151
Подвесок 109, 110

- Подчашие 130, 131
Поликлимакс 212
Полукустарники 195, 258, 261
Полукустарнички 44
Полупаразиты 193
Полупустыни 260
Полярность 31
Полярные ядра 116
Померанец 122
Початок 117
Почка
– верхушечная 42
– пазушная 42
Почки 42
Пояски Каспари 36
Прицветники 115
Пробка 21, 22
Пробковый камбий 21
Продуценты 227
Проективное покрытие 203
Прокариоты 9
Протоксилема 60
Протонема 89
Протофлоэма 55
Псаммофиты 190
Псевдантовая гипотеза 113
Психрофиты 181
Пустыни
– песчаные 262
– северные глинистые 261
– солончаковые 264
– южные глинистые 261
Пучки
– биколлатеральные 30
– закрытые 30
– коллатеральные 29
– концентрические 29
– открытые 30
– сосудисто-волокнистые 29
Пучковое строение стебля 58
Пыльник 114, 115
Пыльцевая трубка 109, 114
Пыльцевход 116
Пыльцевое зерно 108
Размножение растений 65
Редуценты 228
Режимы экологических факторов 174, 175
Рекреация 218
Ризодерма 21
Ризосфера 40
Рыльце 116
Семя 104, 109, 112, 116
Семядоли 105, 124
Семязачаток 104, 108, 109
Семянка 120, 145
Семяпочка 105, 116, 123
Сердцевинные лучи 62
– – вторичные 62
– – первичные 62
Симбиоз 193
Симбиотические отношения 193
Синергиды 116
Ситовидные трубки 29
Склерейды 25
Склеренхима 25
Склерофиты 181
Слоевище 89
Смена аспектов 257
Снеговая коррозия 236
Соломина 151
Соредии 85
Сорус 100
Сосуды 28
Соцветия
– моноподиальные 117
– симподиальные 117
Сперматозоид 67
Спермий 67
Спора 73

- Спороносный колосок 95, 96, 98
Спорофит 33, 67, 87
Стела 38
Стенохоры 164
Степень сомкнутости
 растительного покрова 203
Степи
 — разнотравно-типчаково-
 ковыльные 257
 — разнотравные (северные) 256
 — типчаково-ковыльные
 (южные) 257
Столбик 114, 116
 — гинобазический 140
Столоны 46
Стратификация 179
Стробил 104
Стробилярная гипотеза 112
Строение стебля непучковое 59
Стручок 120
Стручочек 120, 128
Суккуленты 181
Сукцессии
 — вторичные 212
 — первичные 211
Султан 152
Сциофиты 177

Тайга
 — редкостойная 247
 — северная 247
 — средняя 247
 — южная 247
Таллом 31, 75, 89
 — гетеромерный 85
 — гомеомерный 85
Телом 31, 88
Теломные гипотезы 113
Термопериодизм 179
Терофиты 196
Типы высотной поясности
 растительности 276, 277, 278
Ткани 20
 — ассимиляционные 21
 — всасывающие 21
 — выделительные 24
 — запасающие 21
 — механические 25
 — образовательные 20
 — покровные 21, 22
 — проводящие 27, 29
Трахеиды 55
Тундры
 — арктические 240
 — кустарниковые 240
 — мохово-лишайниковые 240
Тыквина 120
Тычиночная трубка 132

Узлы 41, 98
Усики 46
Усы 46
Ушки 151

Факторы
 — абиотические 173
 — антропогенные 173
 — биотические 173
 — зоогенные 173
 — климатические 173
 — косвеннодействующие 173,
 190, 191
 — орографические 173, 191
 — прямодействующие 173
 — фитогенные 173, 193, 194
 — эдафические 173, 184
Фанерофиты 196
Феллема 63
Феллоген 21, 22, 63
Феллодерма 22, 63
Филлодий 52
Филлокладий 46

- Фитогеография 156
Фитосреда 199
Фитохория 170
Фитохорология 157
Фитоценоз 198
Фитоценозы
– длительно-производные 213
– климаксовые 212
– коренные (первичные) 211
– коротко-производные 213
– производные (вторичные) 213
– серийные 212
Фитоценоотипы 201
Флора 166
Флористика 157
Флористические царства 171
Флоэма 25, 28, 29, 38
– вторичная 38
– первичная 30, 34, 38
Флюктуация фитоценозов 209
Формация 220
Формула цветка 116
Фотопериодизм 177
Фототропизм 32
Фрага 131
Фреатофиты 260

Хамефиты 196
Хлоропласты 13, 14
Хлорофиллоносные клетки 21, 53, 56
Хологамия 66
Хроматофоры 13
Хромопласты 14
Хромосомы 13

Цветки
– актиноморфные 115
– асимметричные 115
– ациклические 113
– воронковидные 145
– гемициклические 113
– двугубые 145
– зигоморфные 115
– ложноязычковые 145
– трубчатые 144
– циклические 113
– язычковые 144
Цветок 113, 123
Цветоложе 113
Цветоножка 113
Ценобий 140
Ценотические популяции 202
Центральное ядро зародышевого мешка 114, 116
Центральный осевой цилиндр 37, 57
Цинародий 131

Чашечка 115
Чехлик корневой 34
Чешуи
– колосковые 152
– цветковые 153

Шибляк 278

Щиток 117
– сложный 118

Эвантовая гипотеза 112
Эврихоры 164
Эвтрофы 184, 185
Эдафотоп 227
Эдификаторы 201
Экзина 108, 115
Экзодерма 37
Экологическая индивидуальность вида 175
Экотоп 227
Экскавы 163
Эксплеренты 202

- Элементарная флора 171
Эндемизм 170
Эндемик 170
Эндодерма 36
Эндосперм 108, 116
Энтомофилы 193
Эпибласт 155
Эпиблема 35
Эпидермис 22
Эпитека 73
Эпифиты 204, 241
Эремы 140
Эукариоты 9
Эфемероиды 181
— дубравные 251
— пустынные 259
— степные 257
Эфемеры 181, 255
— пустынные 259
— степные 257

Яблоко 120
Ягода 120
Ядро 12
Язычок 151, 153
Яйцеклетка 67
Яровизация 179
Ярусность 204
— надземная 204
— подземная 204

<i>Предисловие</i>	3
<i>Введение</i>	4
ЧАСТЬ I. ОБЩАЯ БОТАНИКА	9
Глава 1. Клетка. Ткани	9
Растительная клетка	9
Ткани растений	20
Глава 2. Вегетативные органы высших растений	31
Общие сведения	31
Корень	34
Побег	41
Лист	47
Стебель	54
Глава 3. Систематика растений	63
Общие сведения	63
Низшие растения	68
Отдел бактерии — <i>Bacteriophyta</i>	68
Водоросли — <i>Algae</i>	70
Отдел синезеленые водоросли — <i>Cyanophyta</i>	70
Отдел диатомовые водоросли — <i>Bacillariophyta</i> (<i>Diatomea</i>)	73
Отдел желтозеленые водоросли — <i>Xanthophyta</i>	74
Отдел бурые водоросли — <i>Phaeophyta</i>	74
Отдел красные водоросли (багрянки) — <i>Rhodophyta</i>	75
Отдел эвгленовые водоросли — <i>Euglenophyta</i>	76
Отдел зеленые водоросли — <i>Chlorophyta</i>	76
Отдел харовые водоросли — <i>Charophyta</i>	79

Отдел грибы — <i>Mycophyta</i> (<i>Fungi</i>)	80
Отдел лишайники — <i>Lichenophyta</i>	83
Высшие растения	87
Отдел риниофиты — <i>Rhyniophyta</i>	88
Отдел зостерофиллофиты — <i>Zosterophyllophyta</i>	88
Отдел моховидные — <i>Bryophyta</i>	88
Отдел плауновидные — <i>Lycopodiophyta</i>	94
Отдел псилотовидные — <i>Psilotophyta</i>	97
Отдел хвощевидные — <i>Equisetophyta</i>	98
Отдел папоротниковидные — <i>Polypodiophyta</i>	100
Отдел голосеменные — <i>Pinophyta</i> , или <i>Gymnospermae</i>	103
Отдел цветковые, или покрытосеменные, —	
<i>Magnoliophyta</i> , или <i>Angiospermae</i>	112
Жизненный цикл и морфология генеративных	
органов цветковых растений	112
Систематика покрытосеменных	122
Класс двудольные — <i>Dicotyledones</i>	124
Подкласс ранункулиды — <i>Ranunculidae</i>	124
Семейство лютиковые — <i>Ranunculaceae</i>	125
Подкласс дилленииды — <i>Dilleniidae</i>	126
Семейство крестоцветные, или капустные, —	
<i>Cruciferae</i> , или <i>Brassicaceae</i>	127
Подкласс розиды — <i>Rosidae</i>	129
Семейство розоцветные, или розовые, — <i>Rosaceae</i>	129
Семейство бобовые, или мотыльковые, — <i>Fabaceae</i> , или <i>Papilionaceae</i>	132
Семейство зонтичные, или сельдерейные, —	
<i>Umbelliferae</i> , или <i>Apiaceae</i>	134
Подкласс ламииды — <i>Lamiidae</i>	136
Семейство норичниковые — <i>Scrophulariaceae</i>	137
Семейство бурачниковые — <i>Boraginaceae</i>	139
Семейство пасленовые — <i>Solanaceae</i>	140
Подкласс астериды — <i>Asteridae</i>	142
Семейство сложноцветные, или астровые —	
<i>Compositae</i> , или <i>Asteraceae</i>	143
Класс однодольные — <i>Monocotyledones</i>	146
Подкласс лилии — <i>Liliidae</i>	146
Семейство лилейные — <i>Liliaceae</i>	146
Семейство осоковые — <i>Cyperaceae</i>	147
Семейство злаки, или мятликовые, — <i>Gramineae</i> , или <i>Poaceae</i>	150

ЧАСТЬ II. ОСНОВЫ ГЕОБОТАНИКИ	156
Глава 4. География растений	156
Предмет и задачи географии растений и ее место в системе естественных наук	156
Основы фитохронологии	157
Основы флористической географии растений	166
Глава 5. Основы экологии растений	172
Свет и его экологическое значение	176
Тепло и его экологическое значение	178
Вода и ее экологическое значение	180
Воздух как экологический фактор	182
Экологическое значение почвы	184
Химические свойства почвы	184
Физические свойства почвы	189
Рельеф	191
Биотические факторы	193
Жизненные формы растений	195
Глава 6. Основы фитоценологии	197
Фитоценоз и его особенности	198
Состав фитоценозов	200
Структура фитоценозов	203
Основные свойства фитоценозов	207
Изменчивость фитоценозов во времени	209
Сукцессии (смены фитоценозов)	211
Влияние окружающей среды на фитоценозы	214
Влияние животных на фитоценозы	215
Влияние человека на фитоценозы	217
Классификация фитоценозов	220
Ординация фитоценозов	224
Непрерывность и дискретность растительного покрова ..	225
Фитоценоз как компонент биогеоценоза	226
Глава 7. Растительный покров России и сопредельных государств	229
Зональность и высотная поясность растительного покрова	230
Зоны растительности и климатические условия	231
Зональная, интразональная, аazonальная и экстразональная растительность	234

Зона тундр	235
Лесная зона	241
Степная зона	253
Зона пустынь	258
Интразональная растительность	266
Растительность лугов	266
Растительность болот	269
Растительность водоемов	273
Растительность горных территорий	275
<i>Рекомендуемая литература</i>	<i>280</i>
<i>Предметный указатель</i>	<i>282</i>

Учебное издание

БАЛАНДИН Сергей Александрович
АБРАМОВА Людмила Ивановна
БЕРЕЗИНА Наталья Александровна

ОБЩАЯ БОТАНИКА С ОСНОВАМИ ГЕОБОТАНИКИ

Редактор *Т.И. Белова*

Художник *И.А. Слюсарев*

Дизайнер *И.М. Кадченко*

Компьютерный дизайн и верстка *О.Д. Эшлиман*

Корректор *В.Т. Агеева*

ИД № 04284 от 15.03.2001.

Подписано в печать 27.01.2006. Формат 60×90/16. Гарнитура NewtonС.
Печать офсетная. Печ. л. 18,5. Тираж 3000 экз. Тип. зак. 1741.

Издательско-книготорговый центр «Академкнига»
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

*По вопросам поставок обращаться
в отдел реализации ИКЦ «Академкнига»
Тел./факс: (095) 334-73-18
e-mail: bookreal@maik.ru, web-site: [http:// www.akademkniga.com](http://www.akademkniga.com)*

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ОАО «Ивановская областная типография»
153008, г. Иваново, ул. Типографская, 6.
E-mail: 091-018@adminet.ivanovo.ru